ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 67
7
ИЮЛЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1982

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin, (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

ТОМ 67 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1982, № 7

УДК 582.89

М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков

КРИТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОДОВ *HYALOLAENA* И *HYMENOLYMA* И БЛИЗКИХ К НИМ ТАКСОНОВ *UMBELLIFERAE—APIOIDEAE*

M. G. PIMENOV, E. V. KLUYKOV. CRITICAL ANALYSIS OF THE GENERA *HYALOLAENA* AND *HYMENOLYMA* AND THE RELATED TAXA OF UMBELLIFERAE—APIOIDEAE

Проведен критический анализ видов рода *Hyalolaena* по совокупности их морфологических и анатомических признаков. Из описанных в этом роде видов в нем оставлены только два — *H. jaxartica* и *H. depauperata*; вид *H. paniculata* перенесен в род *Elaeosticta*, *H. collina* отнесен в синоним *E. knorringiana*. С другой стороны, сравнительный анализ показывает близость к роду *Hyalolaena* рода *Hymenolyma* (3 вида, в том числе один новый) и некоторых видов, описанных в родах *Muretia*, *Scaligeria* и *Seseli*. В результате род *Hyalolaena* насчитывает 8 видов, относимых к 3 секциям, одна из которых делится на 2 подсекции. Внутриродовая классификация проведена в этом роде внервые. Предложено 6 новых номенклатурных комбинаций.

Данной публикацией мы продолжаем серию работ, посвященных систематике геофильных зонтичных Средней Азии и близких к ним таксонов. Начав с изучения рода *Elaeosticta* Fenzl (Клюйков и др., 1976, 1978; Клюйков, Пименов, 1978), мы далее исследовали этот самостоятельный по отношению к *Scaligeria* DC. род в сравнении с родами *Bunium* L., *Muretia* Boiss., *Galagania* Lipsky, *Hymenolyma* Korov. (Пименов и др., 1981) и *Stefanoffia* H. Wolff (Pimenov, Kluykov, 1980), а также с частично связанными с этой группой в номенклатурном отношении среднеазиатскими таксонами *Smyrnieae* s. str. (Пименов, Клюйков, 1981). В одной из работ (Пименов и др., 1981) мы подтвердили изолированное положение рода *Hymenolyma* по отношению к родам *Bunium*, *Elaeosticta* и *Galagania*. В то же время было выявлено, что критический вид *Muretia transcaspica* Korov., а также ближайший к нему *M. oeroilanica* Korov. по совокупности признаков ближе к родам *Hymenolyma* и *Galagania*, чем к роду *Muretia* s. str., рассматриваемому нами как подсекция типовой секции рода *Elaeosticta*. Мы воздержались, однако, от таксономических и номенклатурных выводов в отношении этих видов, поскольку в указанной работе не обсуждался род *Hyalolaena* Bunge, формально помещенный во «Флоре СССР» близко от рода *Ligusticum* L., но по многим особенностям морфологии сходный с *Hymenolyma*, а в номенклатурном отношении весьма важный, так как он описан (Bunge, 1852) одним из первых в этой группе и значительно раньше, чем род *Hymenolyma*. Все эти таксоны, а также некоторые связанные с ними разобраны в сравнительном плане в данной статье. В основу анализа положен широкий круг морфологических и анатомических признаков, включающий внешнюю морфологию генеративных и вегетативных органов, анатомию плода и черешка и некоторые другие. К сожалению, химический состав всех рассматриваемых видов растений совершенно не изучен.

Род *Hyalolaena*

Этот род с одним видом *H. jaxartica* Bunge был описан в 1852 г. (Bunge, 1852). Повторно и независимо вид описан в 1881 г. Э. Регелем и И Шмальгаузеном (Регель, 1881) под названием *Holopleura carioides* Regel et Schmalh. В роде *Hyalolaena* в дальнейшем было описано еще 6 видов E. Regel и F. Herder (1866)

©Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1982 г.

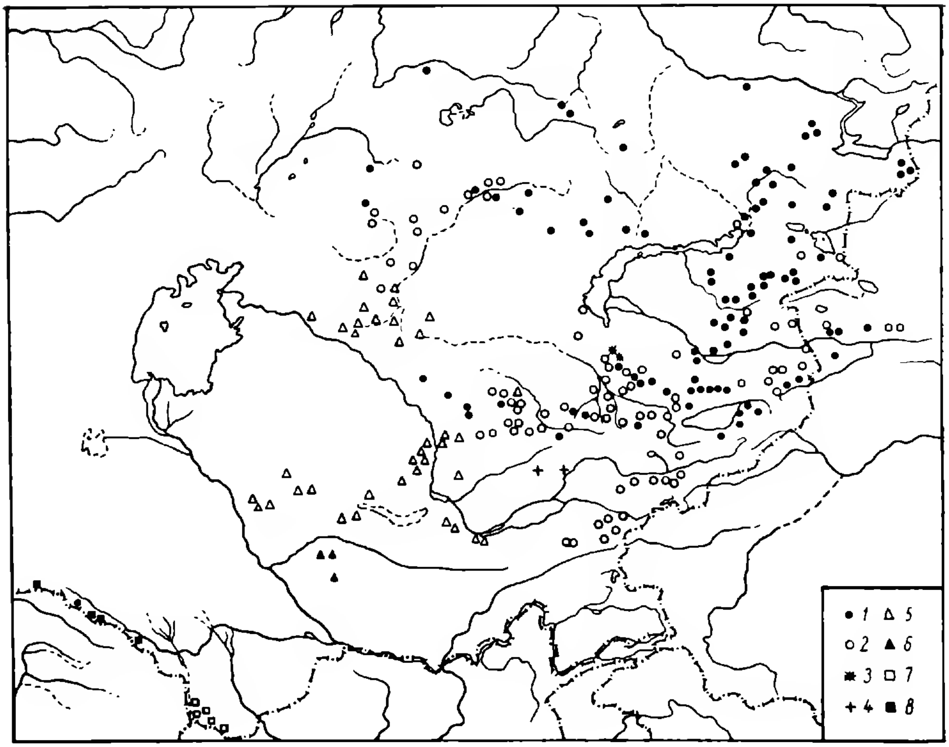


Рис. 1. Ареалы видов рода *Hyalolaena*.

1 — *H. trichophylla* (=*Hymenolyma trichophyllum*), *2* — *H. bupleuroides*, *3* — *H. tschuiliensis* (=*Seseli tschuiliense*), *4* — *H. intermedia*, *5* — *H. jaxartica*, *6* — *H. depauperata*, *7* — *H. lipskyi* (=*Scaligeria lipskyi*), *8* — *H. transcaspica* (=*Muretia transcaspica*).

выделили новый вид *H. sewerzowii* Regel et Herd., который позже оказался ничем иным, как широко распространенным в Средней Азии *Prangos pabularia* Lindl. Затем после большого перерыва сразу 4 новых вида *Hyalolaena* описал Е. П. Коровин (1948): это *H. depauperata* Korov., *H. paniculata* Korov., *H. turcomanica* Korov. и *H. collina* Korov. В 1950 г. в обработке зонтичных для «Флоры СССР» Б. К. Шишкин (1950) выделил *H. turcomanica* в особый род *Ormopterum* Schischk., сближаемый с *Ledeburiella* H. Wolff, *Rumia* Hoffm. и *Trinia* Hoffm., а в роде *Hyalolaena* в обработке Коровина (1950) осталось 4 вида. Род помещен между *Selinum* L. и *Ligusticum*, т. е. в группу *Ligusticeae*, и в то же время автор обработки считал, что «в систематическом отношении род стоит близко к роду *Scaligeria* DC.» (с. 564). В 1962 г. Коровин описал еще один вид рода — *H. praemontana* Korov. из Кызылкумов. Этим исчерпывается номенклатурная история рода *Hyalolaena*.

В нашу задачу входят критический анализ видов *Hyalolaena* и сравнение их с близкими родами геофильных зонтичных. Надо сказать, что по этим видам, кроме *H. jaxartica*, существует весьма скудный материал, который ограничивался во многих случаях лишь типовыми сборами. Часто этих сборов недостаточно для полного представления о признаках растений. Чтобы иметь возможность сопоставить эти виды с другими таксонами, мы посетили их классические местонахождения и некоторые виды изучали в культуре в условиях Ботанического сада Московского государственного университета. Это позволило дать полные описания морфологии всех видов и прийти к определенным выводам об их таксономических связях.

H. jaxartica — номенклатурный тип рода, самый распространенный из всех видов рода. Встречается в приаральских пустынях, долине р. Сарысу, Бетпак-Дале, Кызылкумах, Приташкентских чулях, долине р. Сырдарьи, на восточном склоне Сырдарьинского Каратау, Мирзачуле, на западе Ферганской долины и в Нуратау (рис. 1, 5).

Плоды *H. jaxartica* (рис. 2, *А—В*) темно-коричневые, голые, без зубцов чашечки. Мерикарпии в очертании со спинки продолговато-овальные, 3.8—4.5×1.4—2.0 мм, под подстолбиями перетянутые, со спинки выпуклые, с комиссуральной стороны плоские. Комиссура широкая. Подстолбия 0.6—0.8×0.6—1.0 мм, конические. Стилодии 0.8—1.0 мм дл., отогнутые на спинную сторону мерикарпиев. Ребра крыловидные, часто волнистые даже на стадии завязи. Волнистость ребер считается признаком, характеризующим этот род и отличающим его от близких таксонов зонтичных. Однако наши наблюдения показывают, что этот признак значительно варьирует в пределах *H. jaxartica*, причем эта изменчивость проявляется не только как географическая и межпопуляционная, но и внутри популяций и даже в пределах одного экземпляра. Волнистость ребер изменяется также в онтогенезе плода: на ранних фазах развития (например, фаза завязи) она может быть выражена сильнее, чем у зрелых плодов.

Мерикарпии на поперечном срезе (рис. 2, *Г*, *Д*) сжатые со спинки, с отношением толщины к ширине 1 : 2. Ребра крыловидные, узкие, образованы за счет складок экзокарпа, примерно равные между собой. В некоторых случаях, однако, спинные ребра выражены значительно слабее, чем краевые. Кроме того, на поверхности мерикарпиев наблюдаются складки, образованные экзокарпом. Экзокарп однослойный, незначительно заходящий на комиссуральную сторону, из крупных клеток, несколько превышающих по размеру мезокарпические, слегка расширенных в тангентальном направлении, с утолщенными наружными оболочками. Мезокарп паренхиматический, из тонкостенных изодиаметрических клеток; в области спайки клетки мезокарпа одревесневающие. Эндокарп однослойный, из сильно вытянутых в тангентальном направлении клеток. Проводящие пучки массивные, по одному в каждом ребре. Ложбиночные секреторные канальцы состоят из одного крупного секреторного канальца в каждой ложбинке и нескольких более мелких, часть которых расположена ковнутри от проводящих пучков. На комиссуральной стороне 2—4 крупных и 6—10 мелких секреторных канальцев. Реберные секреторные канальцы заметны не в каждом ребре, расположены по одному к периферии от проводящих пучков. Клетки семенной оболочки тонностенные, очень мелкие. Эндосперм с комиссуральной стороны почти плоский.

Лепестки *H. jaxartica* (рис. 3, *А*) белые, со спинки коротко опушенные, почти округлые, 1.0—1.3×0.8—1.0 мм, без выраженного ноготка, слабо выемчатые, с короткой, внутрь загнутой верхушкой, с одним секреторным канальцем.

Черешки *H. jaxartica* (рис. 4, *А*) в сечении полулунные, с адаксиальной стороны почти плоские, с абаксиальной выпуклые, почти не ребристые, голые, плотные, с 5—7 периферическими коллатеральными проводящими пучками, имеющими склеренхимную обкладку; колленхима не одревесневает; секреторные канальцы по одному с абаксиальной стороны проводящих пучков.

По особенностям морфологии этот вид не может быть отнесен ни к одному из других родов сем. *Umbelliferae*. Наиболее близок он к родам *Elaeosticta*, *Galagania*, *Korovinia* Nevski et Vved., *Oedibasis* K.-Pol. и *Hymenolyma*. От видов рода *Elaeosticta H. jaxartica* отличается строением экзокарпа и секреторной системы плода, значительным развитием ребер мерикарпиев и широкой комиссурой; от видов рода *Galagania* и *Korovinia* — главным образом признаками вегетативных органов, но также значительным развитием спинных ребер мерикарпиев; от видов рода *Oedibasis* — иной морфологией лепестков, формой плода, развитием спинных ребер мерикарпиев (у *Oedibasis* ребра резко неравные), отсутствием в краевых ребрах паренхмы со щелевидной пористостью оболочек клеток. Отношения родов *Hyalolaena* и *Hymenolyma* рассматриваются ниже.

H. depauperata — вид, близкородственный предыдущему. Встречается только на южном склоне Зеравшанского хребта близ его западной оконечности (рис. 1, *б*). Типовой экземпляр с этикеткой «Ad declivia gypsacea elevationis Kongur-tau prope urbem Bek-budi. 1928 V 13 fr. Linczewski, 87» (TAK) в Гербариях Ташкентского государственного университета и Института ботаники АН УзССР нами не был найден; мы провели специальный сбор топотипа вблизи г. Карши (бывш. Бек-буди) (№ 232, 31 V 1978, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков). Кроме топотипа, известны экземпляры *H. depauperata* из некоторых близких место-

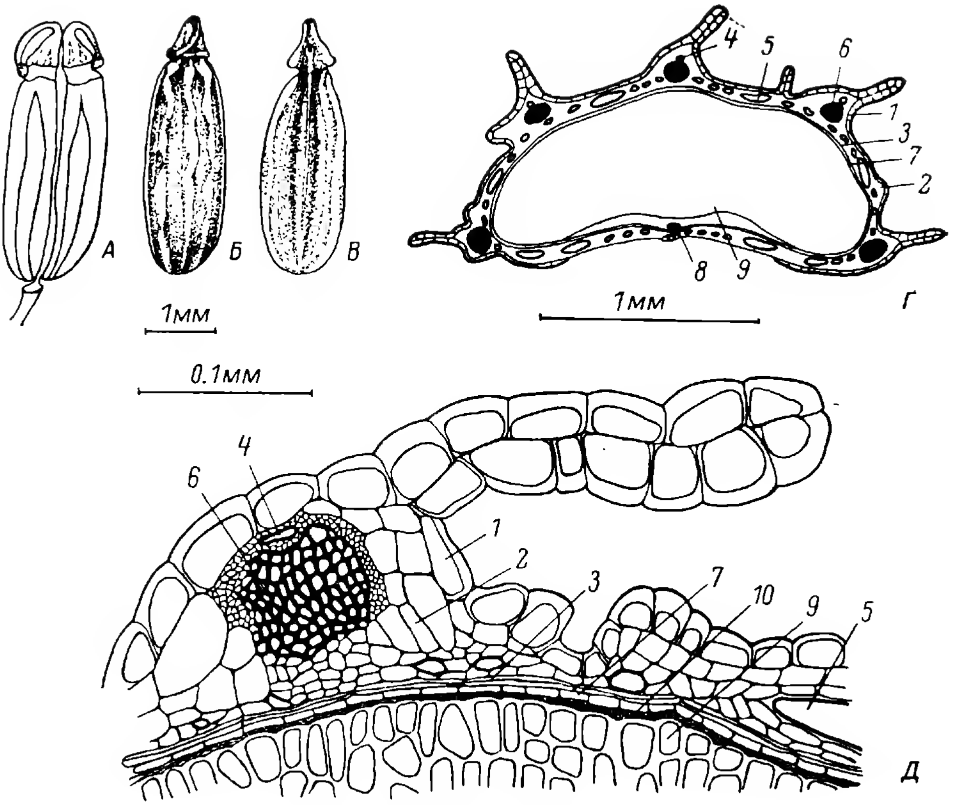


Рис. 2. *Hyalolaena jaxartica.*

А — внешний вид плода, *Б* — внешний вид мерикарпия со спинки, *В* — то же с комиссуральной стороны, *Г* — схема поперечного среза мерикарпия, *Д* — строение мерикарпия в области спинного ребра.
1 — экзокарп, *2* — мезокарп, *3* — эндокарп, *4* — реберные секреторные канальцы, *5* — ложбиночные секреторные канальцы, *6* — реберный проводящий пучок, *7* — семенная оболочка, *8* — проводящий пучок фуникулуса, *9* — эндосперм, *10* — лизированные слои нуцеллуса и интегументов.
Образцы: Карсакпайский р-н, оз. Ак-Суат, низовье р. Сарысу, № 153, 18 VI 1929, Н. В Павлов (MW).

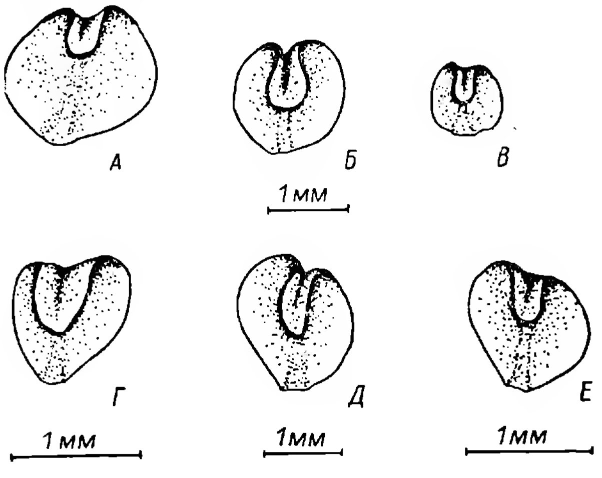


Рис. 3. Лепестки видов рода *Hyalolaena.*

А — H. jaxartica, Б — H. tschuiliensis (=Seseli tschuiliense), В — H. lipskyi (=Scaligeria lipskyi), Г — H. bupleuroides (=Hymenolyma bupleuroides), Д — H. intermedia, Е — H. trichophylla (=Hymenolyma trichophyllum).
Образцы: *А* — Чимкентская обл., горы Бельтау, № 178, 26 V 1976, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков, М. Г. Васильева, Ю. В. Баранова; *Б* — Чу-Илийские горы, гора Сункар, 11 VI 1952, Н. В. Павлов; *В* — Бадхыз, окр. оз. Еройландуз, №316, 7 VI 1978, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков; *Г* — западная оконечность оз. Балхаш, № 233, 19 VI 1975, М. Е. Пименова, Е. В. Клюйков; *Д* — Чаткальский хр., долина р. Кассансай, выше пос. Кызылтокой, № 654, 15 VI 1976, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков, М. Г. Васильева, Ю. В. Баранова; *Е* — Карагандинская обл., 35 км северо-восточнее пос. Акчатау, долина р. Жарма, № 283, 21 VI 1975, М. Е. Пименова, Е. В. Клюйков (MW).

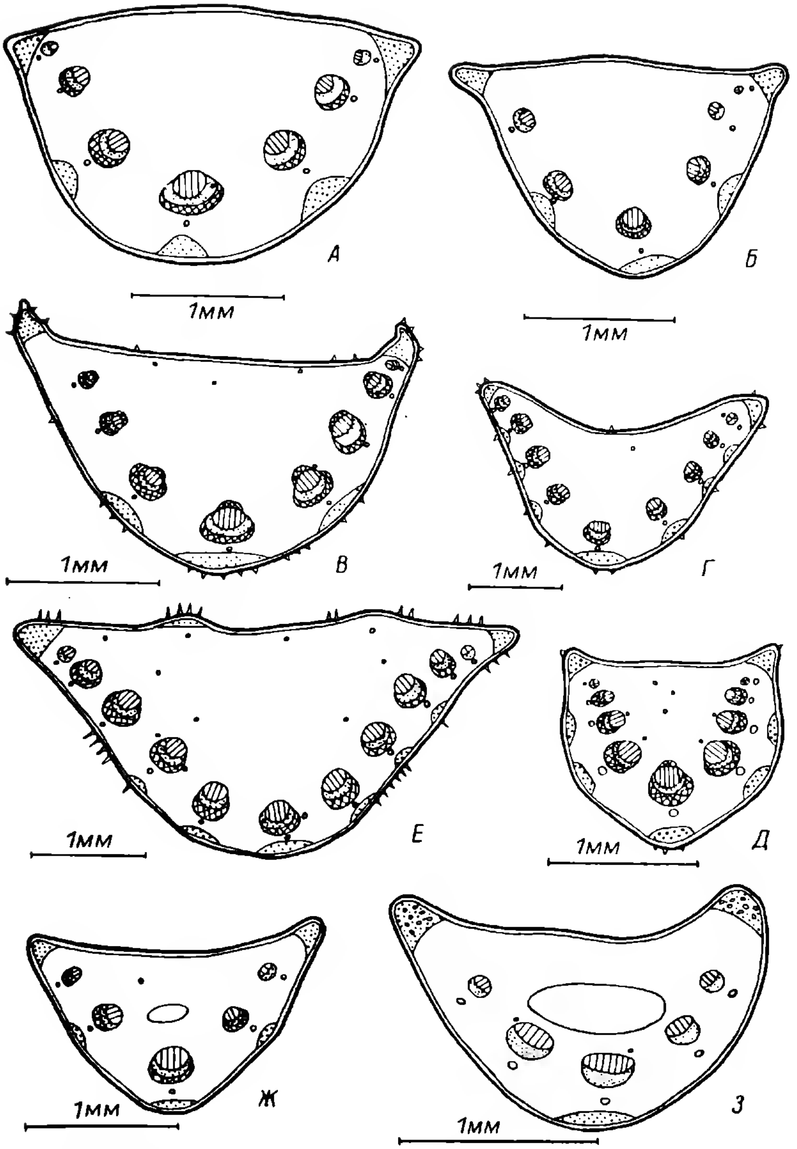


Рис. 4. Схемы поперечных срезов черешков видов рода *Hyalolaena*.

А — H. jaxartica, Б — H. depauperata, В — H. bupleuroides (=Hymenolyma bupleuroides), Г — H. trichophylla (=Hymenolyma trichophyllum), Д — H. intermedia, Е — H. lipskyi (=Scaligeria lipskyi), Ж — H. transcaspica (=Muretia transcaspica), З — H. tschuiliensis (=Seseli tschuiliense).

Образцы: *А* — то же, что на рис. 3; *Б* — Кашкадарьинская обл., пестроцветные низкогорья к северу от г. Карши, № 232, 31 V 1978, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков; *В* — Памиро-Алай, северный склон Алайского хребта, верховья р. Гульчи, № 1392, 26 VIII 1975, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков; *Г* — северный склон хребта Заилийский Алатау, долина р. Каскелен, № 160, 17 VI 1975, М. Е. Пименова, Е. В. Клюйков; *Д*, *Е* — то же, что на рис. 3; *Ж* — Копетдаг, долина р. Сумбар, гора Каразыдаг, близ кишл. Махтум-Кала, № 156, 1 VIII 1978, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков; *З* — Чу-Илийские горы, Хантау, 15 V 1951, Н. В. Павлов (MW).

нахождений (с. Карнап, пос. Акрабат). Указания на наличие вида в горах Нуратау, содержащиеся в описании вида (Коровин, 1948), обработке рода во «Флоре СССР» (Коровин, 1950) и работе К. З. Закирова (1961), неверны; соответствующие гербарные материалы относятся к *H. jaxartica*, достигающей здесь южной границы своего ареала.

Плоды *H. depauperata* (рис. 5) во всех отношениях сходны с описанными выше плодами *H. jaxartica*. Единственное их различие касается степени развития и волнистости ребер. В целом ребра мерикарпиев *H. depauperata* развиты слабее и они менее волнистые, чем у *H. jaxartica*, а иногда все ребра (рис. 5, *А*, *Б*, *В*, *Д*) слегка выступающие в виде невысоких валиков, совсем не крыловидные. Лепестки и черешки (рис. 4, *Б*) *H. depaurerata* вполне сходны с лепестками и че-

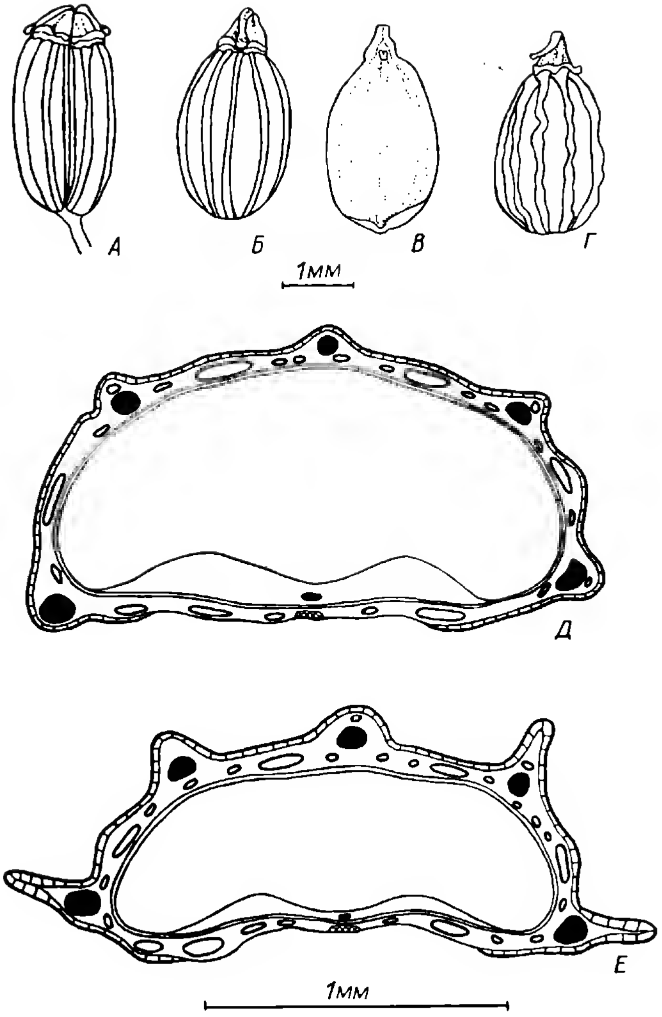


Рис. 5. *Hyalolaena depauperata.*

А — внешний вид плода; Б, Г — внешний вид мерикарпиев (с разных экземпляров) со спинки; В — то же с комиссуральной стороны; Д, Е — схемы поперечных срезов мерикарпиев с разных экземпляров. Образцы те же, что на рис. 4, Б.

решками *H. jaxartica.* Таким образом, этот вид должен быть действительно отнесен к роду *Hyalolaena.*

H. paniculata известна только из двух близко расположенных пунктов на южном склоне Зеравшанского хребта. Типовой экземпляр вида имеет этикетку «Басс. р. Кашка-Дарьи, зап. часть Зеравшанского хребта, южный склон, на склонах гор близ к. Лянгар, № 753, 4 VII 1938, С. П. Кудряшев, Г. П. Сумневич (TASH)». В отличие от других ранее рассмотренных видов *H. paniculata* имеет шаровидный клубень, а зонтики собраны не в щитковидное, а в метельчатое общее соцветие без центрального зонтика.

Плоды *H. paniculata* (рис. 6, *А—Д*) в очертании сбоку почти округлые, голые, буровато-коричневые, без зубцов чашечки. Мерикарпии в очертании со спинки овальные, под подстолбиями перетянутые, с почти не выступающими широкими лентовидными ребрами, равными по ширине ложбинкам; со спинной стороны выпуклые, с комиссуральной — плоские. Подстолбия 0.5—0.6×0.15—0.2 мм, почти плоские. Стилодии 0.6—0.8 мм дл., отогнутые на спинную сторону мерикарпиев. На поперечном срезе мерикарпии с отношением толщины к ширине 0.9 : 1. Экзокарп однослойный, прерывающийся только у самой колонки, из очень крупных радиально расширенных клеток; мезокарп

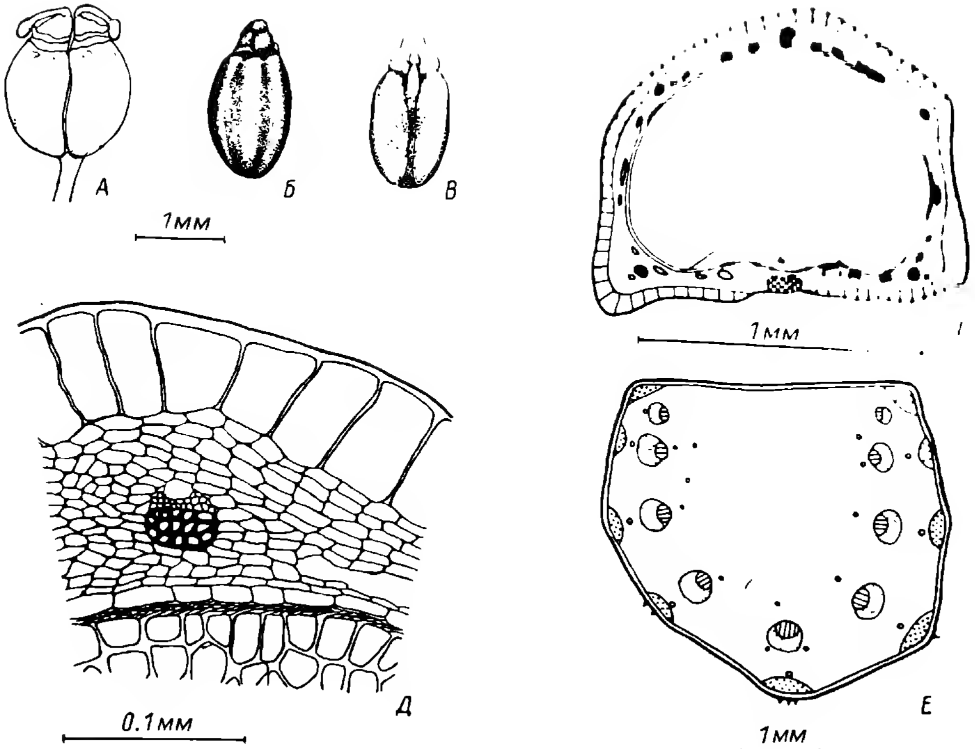


Рис. 6. *Hyalolaena paniculata* (=*Elaeosticta paniculata*).

Е — схема поперечного среза черешка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.
Образцы: *А—Д* — западная часть Зеравшанского хребта, на склонах гор близ к. Лянгар, № 753, 4 VII 1938, С. П. Кудряшев, Г. П. Сумневич (TASH); *Е* — Кашкадарьинская обл., южный склон Зеравшанского хребта, северный склон горы Питау, между пос. Канакагач и Аякчи, № 221, 30 VI 1979, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков (MW).

из мелких тонкостенных паренхиматических клеток. Эндокарп однослойный, из клеток, сходных с мезокарпическими клетками. Проводящие пучки тонкие, секреторные канальцы мелкие, в неопределенном числе, в ложбинках по 3—6, некоторые из них расположены ковнутри от проводящих пучков; обкладочные клетки секреторных канальцев в зрелых плодах неразличимые. Семенная оболочка однослойная, из тонкостенных клеток. Эндосперм с комиссуральной стороны почти плоский.

Таким образом, по строению плодов *H. paniculata* резко отличается от двух ранее рассмотренных видов. Структура плодов этого вида вполне соответствует особенностям модели плода видов рода *Elaeosticta*. Решающими признаками отличия *H. paniculata* от *H. jaxartica* и в то же время сходства с родом *Elaeosticta* следует считать форму клеток экзокарпа, строение секреторной системы, отсутствие выступающих ребер, узкую комиссуру. Признаки лепестков и черешков в этом отношении не имеют значения, поскольку виды родов *Elaeosticta* и *Hyalolaena* по этим признакам сходны. Лепестки *H. paniculata* белые, без опушения, а черешки (рис. 6, *Е*) в отличие от *H. jaxartica* лишены склеренхимной обкладки проводящих пучков, их основная паренхима не одревесневающая, так же как и у видов рода *Elaeosticta*. Поэтому этот вид переносится нами в род *Elaeosticta* , в котором он находит свое естественное место рядом с *E. bucharica* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov и *E. vvedenskyi* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov, причем ареал этого вида находится между ареалами двух последних.

E. paniculata (Korov.) Kljuykov et M. Pimen. comb. nov. — *Hyalolaena paniculata* Korov. 1948, Бот. мат. (Ташкент) 12 : 20.

H. collina известна только по одному (типовому) гербарному сбору «Ферганская обл., междуречье Кара-Дарьи и Нарына, лёссовые холмы у станции Хакулабад, слабое засоление, № 1032, 1033, 25 V 1932, Б. С. Закржевский» (TAK).

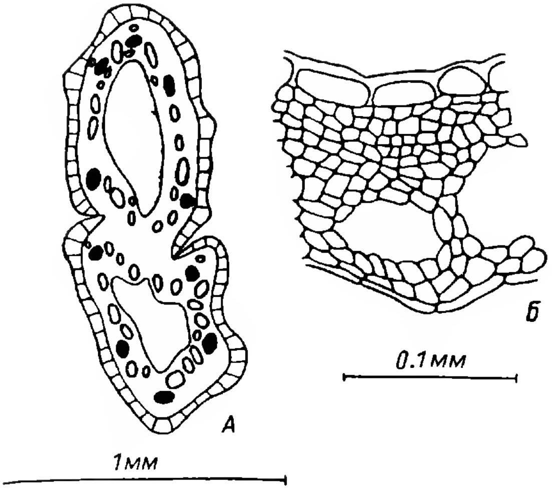


Рис. 7. *Hyalolaena collina* (=*Elaeosticta knorringiana*).

А — схема поперечного среза завязи, *Б* — фрагмент поперечного среза завязи. Образцы: Ферганская обл., междуречье Карадарьи и Нарына, близ ст. Хакулабад, № 1032, 25 V 1932, Б. С. Закржевский (ТАК).

В обработке для «Флоры СССР», опубликованной вскоре после описания вида, Коровин (1950 : 566) писал: «Зрелые плоды у этого вида неизвестны; может, быть, в более поздние стадии развития пл. приобретают черты, характерные для рода, на завязи же ребра совершенно не заметны. Последняя особенность, однако, вовсе не вызывает сомнения в правильности отнесения этого вида к р. *Hyalolaena*».

Мы исследовали анатомическое строение завязей и очень молодых плодов типового экземпляра (рис. 7). Несмотря на то что не все детали их строения достаточно отчетливо выражены, анализ структуры завязей и незрелых плодов позволяет сделать вывод относительно родовой принадлежности вида. Наличие уже на этой стадии развития плода своеобразного экзокарпа из крупных клеток и отсутствие ребер мерикарпиев не позволяют согласиться с мнением Коровина, что вид несомненно принадлежит к роду *Hyalolaena*; наоборот, эти признаки ясно свидетельствуют, что этот вид относится к роду *Elaeosticta*, другие признаки — карпологические и внешней морфологии — этому не противоречат. Сравнивая типовой экземпляр *H. collina* с распространенными в Фергане видами рода *Elaeosticta*, мы пришли к выводу об идентичности его эндемичному для этого района виду *E. knorringiana* (Korov.) Korov.

Изучение типового материала («Казахская ССР, окраина песков Кызылкумов, у подножья гор Карактау, с-з Шардара-Дала, 11 VI 1959, Б. А. Быков, М. И. Годвинский» (АА), а также некоторых других сборов М. И. Годвинского 1960 г. из казахстанской части Кызылкумов, хранящихся в Гербарии Института ботаники АН КазССР (АА) и определенных Коровиным как *H. praemontana*, убедило нас в идентичности этого вида и *H. jaxartica*.

Род *Hymenolyma*

Этот род описан Коровиным (1948) в составе 3 видов: *H. scariosum* (Ledeb.[1]) Korov. — тип рода, *H. trichophyllum* (Schrenk) Korov. и *H. bupleuroides* (Schrenk) Korov. Позже было показано (Шишкин, 1950), что *H. scariosum* (=*Seseli scariosum* Kar. et Kir.) есть поздний синоним *H. trichophyllum* (=*Carum trichophyllum* Schrenk). Этот вид и был выбран нами (Пименов, Тихомиров, 1979) в качестве номенклатурного типа *Hymenolyma*.

Виды рода *Hymenolyma* имеют довольно обширный ареал, ограниченный главным образом Средней Азией (вне ее они известны только из прилегающей части китайского Туркестана), причем ареалы *H. trichophyllum* и *H. bupleuroides* на значительной территории перекрываются. *H. trichophyllum* встречается (рис. 1, *1*) от Саура, Зайсанской котловины, Казахстанского мелкосопочника (на западе до гор Улутау) на северо-западе до Сырдарьинского Каратау и Центрального Тянь-Шаня на юге. *H. bupleuroides* (рис. 1, *2*) на северо-западе имеет предел распространения примерно в тех же районах, что и *H. trichophyllum*, но на северо-востоке своего ареала он доходит лишь до восточной оконечности оз. Балхаш и западной оконечности Алакульской котловины. Зато на юг он проникает гораздо дальше, чем *H. trichophyllum*, — до Алайского и Туркестанского (восточная часть) хребтов. Кроме этих двух видов, довольно близких между собой, но четко различающихся главным образом строением листочков оберточек и в меньшей степени рассечением пластинок нижних стеблевых листьев, на Чаткальском хребте вне ареалов обоих видов встречаются своеобразные популяции, в которых растения как бы совмещают признаки *H. trichophyllum* и *H. bupleuroides*; есть у них и отличие от обоих видов (характер корневой системы). Эти популяции выделены нами (см. ниже) в качестве самостоятельного вида.

---

[1] На самом деле авторы вида Г. С. Карелин и И. И. Кириллов (Kar. et Kir.).

Коровин считал род *Hymenolyma* близким роду *Carum* L. Во «Флоре СССР» этот род помещен в непосредственной близости от родов *Bunium*, *Zeravschania* Korov. (это совсем неверно), *Seselopsis* Schischk. и *Muretia*. В описании плодов его видов отмечены широкая комиссура, нитевидные ребра, многочисленные секреторные канальцы на спинной и комиссуральной сторонах мерикарпиев. В ключе для определения родов сем. *Umbelliferae* (Шишкин, 1950) разделение *Hymenolyma* и *Hyalolaena* носит довольно формальный характер: у первого — «ребра слабо выступающие, полуплодики с узкой спайкой» (что неверно), у второго — «ребра сильно выступающие, иногда крыловидные, краевые ребра увеличивают ширину спайки полуплодиков».

Плоды *Hymenolyma trichophyllum* (рис. 8, *А—Г*) темно-коричневые, голые, без зубцов чашечки. Мерикарпии в очертании со спинки овальные, продолговато-овальные или продолговатые, 2.2—3.7×0.8—1.3 мм, со спинки выпуклые, с комиссуральной стороны почти плоские, с равными ребрами, отчетливо выступающими в виде невысоких узких валиков, под подстолбиями перетянутые. Подстолбия 0.5×0.6 мм, конические. Стилодии до 0.6 мм дл., отогнутые на спинную сторону мерикарпиев. Мерикарпии на поперечном срезе сжатые со спинки, с отношением толщины к ширине 0.6 : 1. Ребра в сечении выступающие в виде невысоких узких валиков, все почти равные. Экзокарп однослойный, немного заходящий на комиссуральную сторону, из клеток, слегка превышающих по размеру мелкие тонкостенные клетки паренхимы мезокарпа. Эндокарп однослойный, из расширенных в тангентальном направлении тонкостенных клеток. Реберные проводящие пучки довольно тонкие, некоторые из них с внепучковыми секреторными канальцами. В каждой ложбинке мерикарпия по одному крупному и 2 (реже 1—3) мелких секреторных канальца; на комиссуральной стороне 4—6 секреторных канальцев. Семенная оболочка однослойная, из тонкостенных клеток. Эндосперм с комиссуральной стороны плоский. Строение плодов *H. bupleuroides* (рис. 9) во всех существенных деталях сходно со строением плодов предыдущих видов, но они более крупные и у них число ложбиночных и секреторных канальцев больше.

Сравнивая оба вида *Hymenolyma* с двумя видами, оставленными нами в роде *Hyalolaena*, можно отметить, что все эти таксоны в принципе имеют одно и то же строение плодов. По степени развития ребер *Hyalolaena jaxartica* несколько выделяется, однако и у этого вида нередко встречаются плоды с короткими ребрами. У *H. depauperata* ребра почти всегда развиты лишь немногим более, чем у видов *Hymenolyma*. Волнистость ребер нельзя считать родовым признаком, так как она сильно варьирует в процессе развития плода. Таким образом, в карпологическом отношении оба рода весьма сходны; нет сколько-нибудь значительных различий и в структуре других органов и частей растений.

Лепестки *Hymenolyma trichophyllum* и *H. bupleuroides* (рис. 3, *Г*, *Е*) белые, по своей структуре сходны с лепестками видов рода *Hyalolaena* и отличаются от них лишь чуть сильнее загнутой внутрь верхушкой и отсутствием опушения.

Черешки *Hymenolyma trichophyllum* (рис. 4, *Г*) и *H. bupleuroides* (рис. 4, *В*) по форме сечения, топографии и гистологическому составу проводящей и секреторной систем и характеру механической ткани вполне сходны с черешками *Hyalolaena jaxartica* и *H. depauperata*; отличаются они лишь наличием на поверхности коротких редких шипиков.

Некоторые другие морфологические особенности, в частности строение корневой системы, листьев, соцветий, наличие перепончатых листочков оберточек, также свидетельствуют о близости всех рассматриваемых таксонов. Это позволяет нам сделать вывод, что *Hymenolyma* как род не может считаться самостоятельным по отношению к роду *Hyalolaena* и должен быть включен в состав последнего.

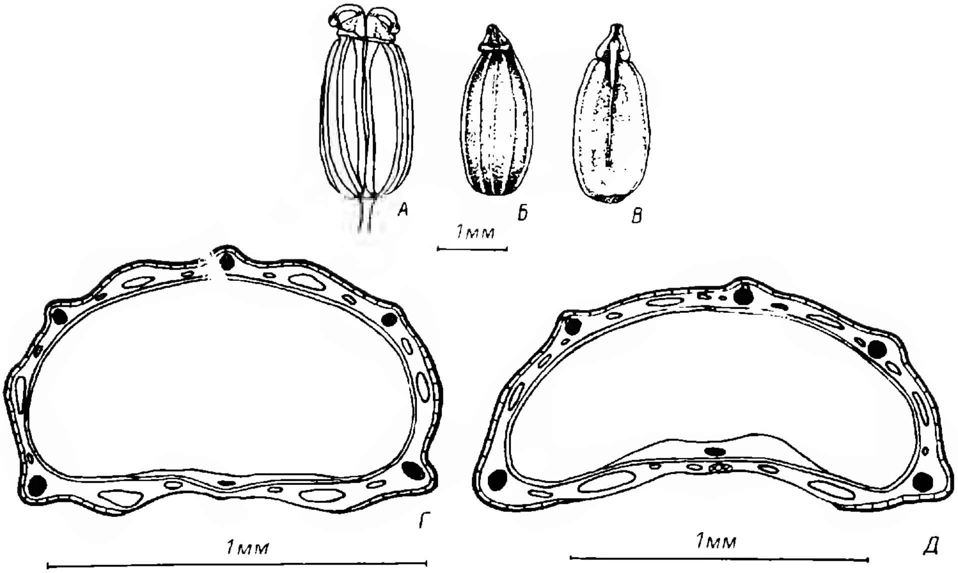


Рис. 8. *Hyalolaena trichophylla* (=*Hymenolyma trichophyllum*) (*А* —*Г*) и *Hyalolaena intermedia* (*Д*).

А—Г — то же, что на рис. 2; Д — схема поперечного среза мерикарпия.

Образцы: *А—В* — Тарбагатай, северо-восточнее пос. Предгорного, № 146, 22 VIII 1979, Е. В. Клюйков (MW); *Г* — Заилийский Алатау, окр. г. Верного, 19 VIII 1898 (LE); *Д* — то же, что на рис. 3.

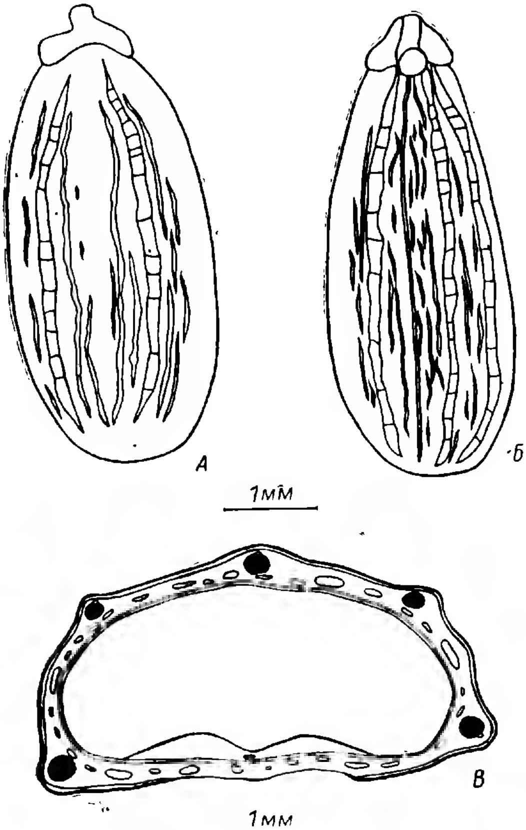


Рис. 9. *Hyalolaena bupleuroides* (=*Hymenolyma bupleuroides*).

А — строение секреторной системы на внешнем виде мерикарпия с комиссуральной стороны, *Б* — то же со спинки, *В* — схема поперечного среза мерикарпия.

Образцы те же, что на рис. 4, *В*.

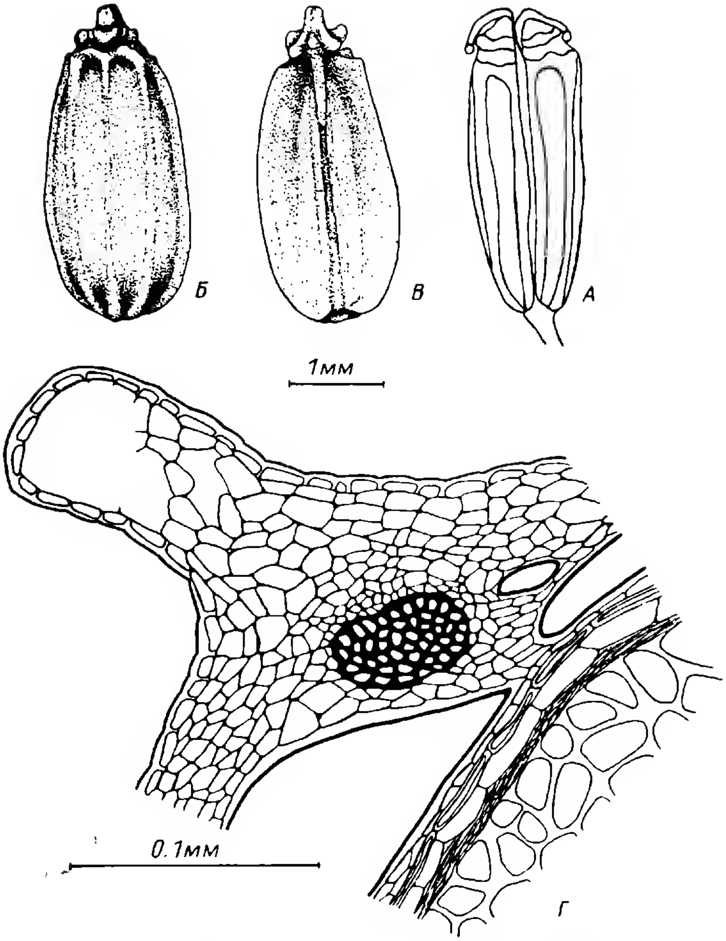


Рис. 10. *Hyalolaena lipskyi* (=*Scaligeria lipskyi*).

Г — строение мерикарпия в области спинного ребра. Остальные обозначения те же, что на рис. 2. Образцы: Бадхыз, Кызылджар, 13 VII 1978, Т. Г. Горелова.

Muretia oeroilanica Korov. и *M. transcaspica* Korov.

При ревизии рода *Muretia* (Клюйков и др., 1978; Pimenov, Kluykov, 1980) эти два вида остались исследованными не до конца; точнее, несмотря на полное изучение признаков, мы не пришли к окончательному выводу об их родовой принадлежности, хотя нам и удалось показать их значительные отличия от *Muretia* s. str.

Оказалось, что *M. oeroilanica* не является первым по времени описания названием этого вида; Коровин в разное время независимо описал этот вид дважды, причем впервые (Коровин, 1928) — под названием *Scaligeria lipskyi* Korov. Проведенное нами сравнение типовых и других материалов по *Scaligeria lipskyi* и *Muretia oeroilanica* показало их полную идентичность, поэтому мы объединяем их в один вид под первым названием. Он распространен в Бадхызе (рис. 1, *7*), а ближайший к нему вид *M. transcaspica* — в Копетдаге (рис. 1, *8*). По структуре плодов и другим признакам эти два вида весьма сходны с родами *Hyalolaena* и *Hymenolyma*, объединенными нами (см. выше) в один род.

Плоды *Scaligeria lipskyi* (=*Muretia oeroilanica*) (рис. 10, 11, *А*) буровато-коричневые, голые, без зубцов чашечки. Мерикарпии 3.2—3.5×1.1—1.5 мм, в очертании со спинки продолговато-овальные, с комиссуральной стороны почти плоские, с пятью хорошо выраженными неравными ребрами, из которых краевые слегка крыловидные, а спинные в виде невысоких узких валиков. Подстолбия коротконические, 0.6—0.9×0.45—0.5 мм, стилодии до 0.7—0.8 мм дл., отогнутые на спинную сторону мерикарпиев. Мерикарпии на поперечном

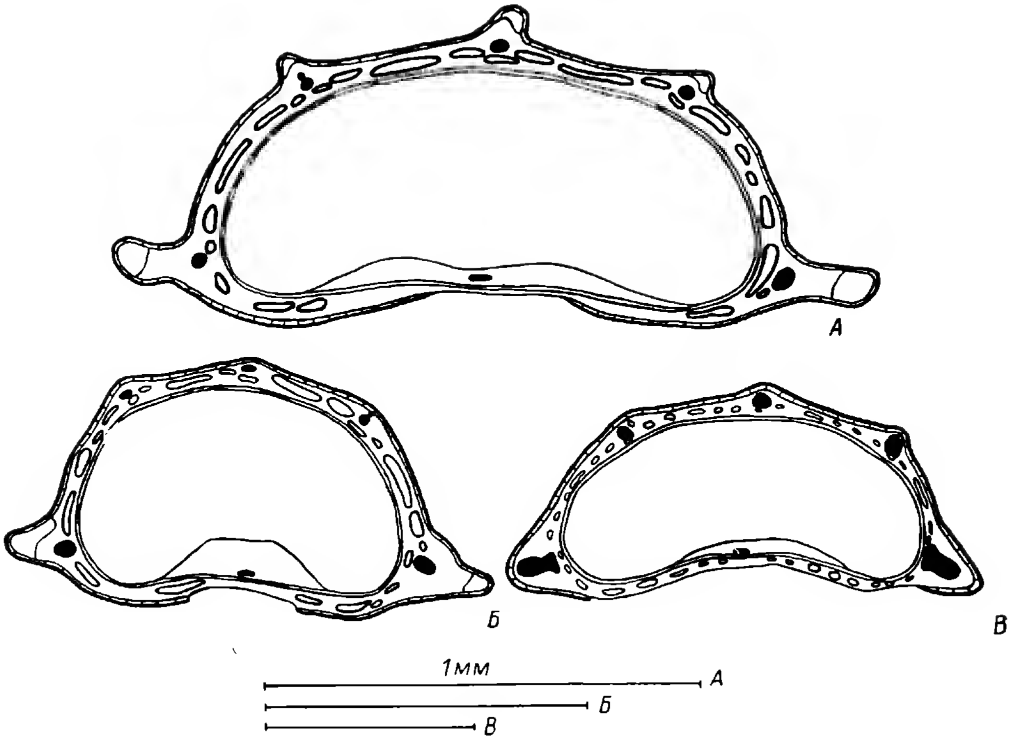


Рис. 11. Схемы поперечных срезов мерикарпиев видов рода *Hyalolaena*.

А — *H. lipskyi* (=*Scaligeria lipskyi*), *Б* — *H. transcaspica* (=*Muretia transcaspica*), *В* — *H. tschuiliensis* (=*Seseli tschuiliense*).

Образцы: *А* — то же, что на рис. 10; *Б* — Центральный Копетдаг, близ Яблоновского, № 279, 6 VIII 1978, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков; *В* — то же, что на рис. 4, *з*.

срезе сжатые со спинки, с отношением толщины к ширине 0.4 : 1. Экзокарп однослойный, из мелких клеток, почти равных по размеру клеткам тонкостенной паренхимы мезокарпа, заходящий на комиссуральную сторону и прерывающийся вблизи колонки. Клетки мезокарпа с неодревесневающими оболочками; в дистальных концах ребер (особенно краевых) клетки разрушающиеся, с образованием воздушной полости. Проводящие пучки, эндокарп, семенная оболочка и эндосперм имеют то же строение, что и у вышеописанных видов. Секреторная система в плодах *S. lipskyi* тоже весьма сходна с секреторной системой предыдущих видов, а канальцы отличаются лишь более крупными размерами, сжатостью в дорсовентральном направлении и менее четким чередованием крупных и мелких канальцев в ложбинках мерикарпиев.

Плоды *Muretia transcaspica* (рис. 11, *Б*) менее сжатые со спинки, чем у *Scaligeria lipskyi*; они не имеют сильно выраженных спинных ребер с воздушными полостями; по всем прочим признакам они сходны с плодами этого вида.

Лепестки *S. lipskyi* (рис. 3, *В*) в отличие от всех ранее рассмотренных видов бледно-желтые, более мелкие, до 0.9×1.0 мм, по форме сходные с лепестками видов рода *Hyalolaena*.

Черешки *S. lipskyi* (рис. 4, *Е*) довольно сходны с черешками *Hymenolyma bupleuroides* и *H. trichophyllum*, а черешки *M. transcaspica* отличаются лишь отсутствием опушения и наличием небольшой полости.

Таким образом, из всех родов геофильных зонтичных *Scaligeria lipskyi* и *Muretia transcaspica* находятся ближе всего к роду *Hyalolaena* в принимаемом нами объеме.

Seseli tschuiliense Pavl. ex Korov.

Подобно большинству рассмотренных нами видов *S. tschuiliense* принадлежит к числу очень редких, известных только из классического местонахождения (Чу-Илийские горы, Хантау) (рис. 1, *3*). Уже у Коровина (1962 : 249) было отмечено, что «многими признаками описанный вид отличается от представителей этого рода (т. е. *Seseli*). Эти признаки сближают его с родом *Hymenolyma* Eug. Kor., от которого он отличается цилиндрическим корнем». В связи с этим мы должны отметить, что наличие или отсутствие цилиндрического или утолщенного корня — признак, недостаточный для родового размежевания. Кроме того, как показали наши наблюдения на Хантау, у *S. tschuiliense* корень как раз такой же утолщенный, как и у видов рода *Hyalolaena* (включая виды *Hymenolyma*).

Мерикарпии *S. tschuiliense* (рис. 11, *В*) до 4×2.1 мм, в очертании со спинки выпуклые, овальные, с комиссуральной стороны почти плоские, с пятью неравными ребрами; краевые ребра — расширенные, крыловидные, а спинные маловыступающие, в виде узких валиков. Подстолбия 0.4—0.45×0.5 мм, коротконические. Стилодии нитевидные, до 1 мм дл., отогнутые на спинную сторону мерикарпиев.

На поперечном срезе мерикарпии *S. tschuiliense* сжатые со спинки, с отношением толщины к ширине 1 : 2. По внутреннему строению плоды *S. tschuiliense* вполне сходны с плодами видов рода *Hyalolaena* (включая *Hymenolyma*). Топография секреторной системы тоже вполне типична для этой группы, но сами секреторные канальцы более мелкие, и, как видно с поверхности плода, они иногда анастомозируют между собой.

Лепестки (рис. 3, *Б*) белые, без опушения, слабовыемчатые, с загнутой внутрь верхушкой.

Некоторое своеобразие этого вида можно наблюдать в анатомии черешка: 1) наличие полости, 2) частичное одревеснение колленхимы краевых ребер, 3) отсутствие склеренхимной обкладки проводящих пучков. Тем не менее по комплексу признаков *S. tschuiliense* гораздо ближе к роду *Hyalolaena*, чем к роду *Seseli*. Таким образом, к роду *Hyalolaena* принадлежит еще один вид, описанный на этот раз в роде *Seseli*, и всего этот род, по нашим данным, насчитывает 8 видов.

Hyalolaena Bunge, 1852, Beitr. Kenntn. Fl. Russl. Stepp. Centr.-As. : 128; id. 1854, Mém. Prés. Acad. Sci. Pétersb. Div. Sav. 7 : 304. — *Hymenolyma* Korov. 1948, Бот. мат. (Ташкент) 12 : 30. — *Muretia* auct. non Boiss. : Коровин, 1950, Фл. СССР 16 : 415, p. min. p.

Descriptio emendata. Plantae perennes, monocarpicae, ephemeroideae, radicibus incrassatis, caulibus solitariis; folia radicalia et caulina multisecta, segmentis primariis sesselibus, lobis terminalibus filiformibus linearibus vel anguste lanceolatis, petiolis sectione transversali triangulatis vel sulcatis; umbella involucri involucellique phyllis evolutis membranaceis; dentes calycini nulli; petala alba vel flava, vix emarginata, apice attenuata et inflexa. Fructus glabri, dorso non vel vix compressi, jugis aequalibus vel subaequalibus anguste alatis vel teretibus interdum undulatis; commissura lata; vittae valleculares et commissurales numerosae, inaequimagnae; endospermium ventre planum.

Typus: *H. jaxartica* Bunge.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *HYALOLAENA*

1. Лепестки желтые; центральный зонтик отсутствует; лучи зонтиков и листочки оберточек в числе до 3—4 . . . . 2.

+ Лепестки белые; центральный зонтик развит; зонтики с числом лучей и листочков оберточек более 5 . . . . 3.

2. Черешки листьев покрыты короткими шипиками; стеблевые листья с продолговато-ланцетными, короткими, до 1.5 мм дл., конечными долями; дистальные концы всех ребер мерикарпиев имеют полости . . . . *H. lipskyi*.

+ Черешки листьев голые; стеблевые листья с нитевидными, длинными, до 8 мм дл., конечными долями; полости только в дистальных концах краевых ребер мерикарпиев . . . . *H. transcaspica*.

3. Все растение совершенно голое; листья преимущественно прикорневые, все стеблевые листья с сильно упрощенной пластинкой; черешки листьев с проводящими пучками без склеренхимной обкладки, колленхима краевых ребер черешков частично одревесневающая; краевые ребра мерикар-

пиев несколько расширенные по сравнению со спинными . . . . *H. tschuiliensis.*

+ Черешки, рахисы, дольки листьев или лепестки обычно покрыты короткими шипиками; нижние стеблевые листья с развитой пластинкой, часто многократно перисторассеченной; черешки листьев имеют проводящие пучки со склеренхимной обкладкой, краевые ребра черешков с неодревесневшей колленхимой; все ребра мерикарпиев почти равные . . . . 4.

4. Конечные доли стеблевых листьев продолговато-овальные или ланцетно-линейные, до 1.5—4 мм дл.; лепестки покрыты со спинки короткими шипиками; плоды и завязи обычно с волнистыми ребрами . . . . 5.

+ Конечные доли стеблевых листьев нитевидные, 1.5—3 см дл.; лепестки голые; ребра плодов и завязей не волнистые . . . . 6.

5. Конечные доли стеблевых листьев ланцетные, продолговато-овальные, до 1.75 мм дл. . . . . *H. jaxartica.*

+ Конечные доли стеблевых листьев ланцетно-линейные или линейные, более длинные, до 2.2—3 мм дл. . . . . *H. depauperata.*

6. Корень ветвящийся, со шнуровидными вертикальным и боковыми корнями . . . . *H. intermedia.*

+ Корень утолщенный, клубневидный, веретеновидный или удлиненный, пальчатоветвящийся или цельный . . . . 7.

7. Конечные доли прикорневых листьев ланцетные, до 3.7 мм дл., резко отличаются от конечных долей стеблевых листьев; листочки оберточек яйцевидные, крупные, до 5.5—6 мм дл. и шир., почти целиком белопленчатые, равные или длиннее цветоножек . . . . . . *H. bupleuroides.*

+ Конечные доли прикорневых листьев нитевидные или линейные, до 2—2.3 мм дл., более или менее сходные с конечными долями стеблевых листьев; листочки оберточек более мелкие, до 2.5—3 мм дл., обычно короче цветоножек, реже почти равные им, по краю узко белоокаймленные . . . . *H. trichophylla.*

Sect. 1. *Hyalolaena.* — Folia caulina inferiora laminis bene evolutis multiplicato-pinnatisectis, petiolis fasciculis conductoriis vaginis sclerenchymaticis, jugis lateralibus collenchymatibus elignescentibus instructis; umbellae terminales evolutae, radiis et involucri phyllis ultra 5 donatae; petala alba; mericarpia jugis plus minusve aequalibus, in partibus distalibus cavitatibus carentia.

Typus: *H. jaxartica* Bunge.

Subsect. 1. *Hyalolaena.* — Folia caulina lobis terminalibus oblongo-ovalibus vel lanceolato-linearibus ad 1.5—4 mm lg.; petala dorso pilis brevibus tecta; fructus et ovaria plerumque jugis undulatis.

Typus: *H. jaxartica* Bunge.

H. jaxartica Bunge, 1852, Beitr. Kenntn. Fl. Russl. Stepp. Centr.-As.: 128; id. 1854, Mém. Prés. Acad. Sci. Pétersb. Div. Sav. 7 : 304; О. и Б. Федченко, 1909, Переч. раст. Туркест. 3 : 98; Павлов, 1934, Фл. Центр. Казак. 2 : 527; Коровин, 1950, Фл. СССР, 16 : 564; он же, 1959, Фл. Узбек. 4 : 381; Закиров, 1961, Фл. растит. басс. Зеравш. 2 : 289, p. p.; Коровин, 1963, Фл. Казах. 6 : 367; Б. Комаров, 1967, Опр. раст. Сев. Тадж. : 334. — *Holopleura carioides* Regel et Schmalh. 1882, Изв. Общ. любит. естествозн. антроп. этногр. 34, 2 : 28. — *Hyalolaena praemontana* Korov. 1962, Тр. Инст. бот. АН КазССР, 13 : 246; Коровин, 1963, Фл. Казах. 6 : 367. — *H. depauperata* auct. non Korov.: Закиров, 1961, Фл. растит. басс. Зеравш. 2 : 289.

Тип: «In der Lehmsteppe am Ssyr-Darja (Jaxartes). 9. Mai 1842 (fl.) A. Lehmann» (P).

Распространение: рис. 1, *5.*

H. depauperata Korov. 1948, Бот. мат. (Ташкент) 12 : 20; Коровин, 1950, Фл. СССР, 16 : 565; он же, 1959, Фл. Узбек. 4 : 382, p. p.

Тип «Ad declivia gypsacea elevationis Kongur-tau prope urbem Bek-budi, № 87, 13 V 1928. fr. Linczewski», видимо, утерян. Предлагаем неотип из классического местонахождения «Узбекистан, Кашкадарьинская обл., пестроцветные соленосные низкогорья к северу от г. Карши, № 232, 31 V 1978, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков (LE, изотип MW).

Распространение: рис. 1, *6*.

Subsect. 2. Hymenolyma (Korov.) M. Pimen. et Kljuykov comb. nov. — *Hymenolyma* Korov. 1948; Бот. мат. (Ташкент) 12 : 30. — Folia caulina lobis terminalibus filiformibus 1,5—3 cm lg.; petala glabra; fructus et ovaria jugis non undulatis.

Typus: *H. trichophylla* (Schrenk) M. Pimen. et Kljuykov.

H. trichophylla (Schrenk) M. Pimen. et Kljuykov comb. nov. — *Carum trichophyllum* Schrenk, 1841, in Fisch. et C. A. Mey., Enum. Pl. Nov. 1 : 61; Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2 : 250; О. и Б. Федченко, 1909, Переч. раст. Туркест. 3 : 83. — *Seseli scariosum* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15 : 361; Ledeb. 1844; Fl. Ross. 2 : 277. — *Conopodium trichophyllum* (Schrenk) Korov. 1924, Бюлл. Среднеаз. унив. 7, прил.: 25; Крылов, 1935, Фл. Зап. Сиб., 8 : 2081. — *Bunium trichophyllum* (Schrenk) H. Wolff. 1927, in Engler, Pflanzenreich, 90 (IV, 228) : 210. — *Hymenolyma trichophyllum* (Schrenk) Korov. 1948, Бот. мат. (Ташкент) 12 : 31; Шишкин, 1950, Фл. СССР, 16 : 413; Степанова, 1962, Растит. фл. хр. Тарбагатай : 389; Коровин, 1963, Фл. Казах. 6 : 318; Е. Никит. 1959, Фл. Кирг. 8 : 58; Карамышева и Рачковская, 1973, Бот. геогр. степн. части Центр. Казах.: 98. — *H. scariosum* (Kar. et Kir.) Korov. 1948, Бот. мат. (Ташкент) 12 : 31.

Тип: «Songaria, Aksu, 10 VI 1840, A. I. Schrenk» (LE).

Распространение: рис. 1, *1*.

Примечание. Вид в некоторых районах ареала представлен несколько отличающимися от обычной формами. Одна такая форма встречается в Иссык-Кульской котловине; она отличается от типичной *Hyalolaena trichophylla* формой плода, расширенными краевыми ребрами мерикарпиев, формой листовых пластинок прикорневых листьев. Другая форма встречается в пустынях Илийской долины и, возможно, Балхаш-Алакульской котловины; она имеет зонтики с 5—7 лучами, в то время как обычно у *H. trichophylla* 10—20 лучей. Эта форма описана М. С. Байтеновым как особый вид рода *Korovinia* — *K. goloskokovii* Bajt., но даже если она заслуживает особого таксономического статуса, а не является экологической формой, то это лишь внутривидовой таксон *H. trichophylla*, с которой он сходен во всех остальных признаках.

H. bupleuroides (Schrenk) M. Pimen. et Kljuykov comb. nov. — *Carum bupleuroides* Schrenk, 1845, Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. Pétersb. 3 : 305; Lipsky, 1904, Acta Horti Petropol. 23 : 122; О. и Б. Федченко, 1909, Переч. раст. Туркест. 3 : 84; Павлов, 1934, Фл. Центр. Казак. 2 : 516. — *Hymenolyma bupleuroides* (Schrenk) Korov. 1948, Бот. мат. (Ташкент) 12 : 51; Шишкин, 1950, Фл. СССР, 16 : 414, excl. syn. *Korshinskya bupleuroides* Korov.; Е. Никит. 1959, Фл. Кирг. 8 : 58; Коровин, 1963, Фл. Казах. 6 : 318; Карамышева и Рачковская, 1973, Бот. геогр. степн. части Центр. Казах. : 97.

Тип: «Songaria, am Balchasch, 16 VI 1843, A. I. Schrenk» (LE).

Распространение: рис. 1, *2*.

H. intermedia M. Pimen. et Kljuykov sp. nov. (рис. *8*, *Д*) — Plantae perennes, monocarpicae, plus minusve scabrosae, radicibus funiformibus ramosis vix incrassatis, collo residuis brunneis petiolorum foliorum emortuorum dense tecto. Caules solitarii, erecti, 50—90 cm alt., teretes, in parte media vel interdum fere a basi bis vel ter ramosi, ramis numerosis, umbellis terminalis. Folia radicalia numerosa, ad 6—10 cm lg., petiolis scabridulis 2—4 cm lg., laminis 4—6×1.5 cm ambitu lanceolatis tripinnatisectis, lobis terminalibus acutis lanceolatis, ad 3 mm lg., 0.9 mm lt.; folia caulina inferiora radicalibus similia, media laminis subsessilibus tripinnatisectis, lobis terminalibus elongatis, ad 3 cm lg., suprema ad vaginas lanceolatas acutatas reducta. Umbella involucri phyllis 5—8, lanceolatis, 3.5 mm lg., 1.5 mm lt., marginibus albo-scariosis, radiis 6—11, ad 3 cm lg., inaequilongis. Umbellulae involucelli phyllis 7—10, involucri phyllis similibus, ad 3 mm lg., 1 mm lt., pedicellis brevioribus, radiolis 11—18, distincte inaequilongis, 2.5—4.5 mm lg. Petala alba, 1.5—1.7 mm lg., 1.3—1.5 mm lt., obovata, rotundata, subintegra, haud profunde emarginata, apice attenuata et inflexa, canalibus secretoribus solitariis instructa. Fructus atro-brunei, glabri; dentes calycini nulli. Mericarpia ambitu dorso ovalia vel oblongo-ovalia, 2.7—3.5 mm lg., 1.2—1.5 mm lt., commissura lata; juga aequalia, teretia, vix prominentia; stylopodia conica, 0.4—0.5 mm lg.; stylodia 0.6—0.7 mm lg., dorso reflexa. Exocarpium unistratosum, a latere commissurali ad extremitatem distalem jugi marginalis interruptum. Vittae valleculares inaequimagnae: una magna et 2—3 minores, commissurales eis similes: duae magnae et 3—6 minores. Endospermium ventre planum.

Affinitas. Species inter *H. trichophyllam* et *H. bupleuroidem* locum tenens, sed ab ambobis radicibus funiformibus ramosis, a priore forma loborum terminalium foliorum radicalium, a posteriore vero forma involucelli phyllorum differt.

Typus: «Kirghizia, Thian-Schan, declivum meridionale jugi Tschatkalensis, in cursu inferiore fluminis Kassansai, supra pag. Kysyltokoi, in arenis rubris, № 654, 15 VI 1976, M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, M. G. Vasiljeva, J. V. Baranova» (LE, isotypus NW).

Паратипы (paratypi). Долина р. Нарын, между Каракулем и Ташкумыром, № 828, 27 VI 1969, М. Г. Пименов (MW, MHA); южный склон Чаткальского хребта, долина р. Кассансай, № 943, 31 VII 1970, М. Г. Пименов, К. И. Боряев (MW); правый берег р. Нарын, ниже пос. Каракуль, № 1164, 17 VII 1976, Е. В. Клюйков, М. Г. Васильева, Ю. В. Баранова (MW).

Distributio: fig. 1, *4*.

Sect. 2. **Pseudomuretia M. Pimen. et Kljuykov sect. nov.** — Folia caulina inferiora laminis evolutis multisectis, petiolis fasciculis conductoriis vaginis sclerenchymaticis instructis, jugis lateralibus collenchymatibus elignescentibus instructis; umbellae totae aequimagnae, minutae, centrales nullae; petala flava; mericarpia jugis marginalibus plus minusve alatis, in partibus distalibus cavitatibus aëriferis donatis.

Typus: *H. lipskyi* (Korov.) M. Pimen. et Kljuykov.

H. lipskyi (Korov.) M. Pimen. et Kljuykov comb. nov. — *Scaligeria lipskyi* Korov. 1928, Тр. Среднеаз. унив. сер. 8б, 2 : 34; Коровин, 1950, Фл. Туркм. 5 : 214; он же 1950, Фл. СССР, 16 : 208. — *Muretia oeroilanica* Korov. 1950, Фл. СССР, 16 : 598, 318; Коровин, 1950, Фл. Туркм. 5 : 216.

Тип: «Пуль-и-Хатум, в горах, 2 V 1885, С. Коржинский» (LE).

Распространение: рис. 1, *7*.

H. transcaspica (Korov.) M. Pimen. et Kljuykov comb. nov. — Muretia *transcaspica* Korov. 1950, Фл. СССР, 16 : 598, 417; Коровин, 1950, Фл. Туркм. 5 : 216; В. В. Никит. 1965, Илл. опр. раст. окр. Ашх. : 262.

Тип: «Туркменская обл., Копет-Даг, к ююз от Ашхабада, № 750, 24 VI 1921, М. Г. Попов» (ТАК).

Распространение: рис. 1, *8*.

Sect. 3. **Chantavia M. Pimen. et Kljuykov sect. nov.** — Folia plerumque radicalia, petiolis fasciculis conductoriis vaginis sclerenchymaticis destitutis, jugis lateralibus collenchymatibus lignescentibus instructis; umbellae centrales evolutae, radiis et involucri phyllis ultra 5 donatae; petala alba; mericarpia jugis marginalibus plus minusve dilatatis.

Typus: *H. tschuiliensis* (Pavl. ex Korov.) M. Pimen. et Kljuykov.

H. tschuiliensis (Pavl. ex Korov.) M. Pimen. et Kljuykov comb. nov. — *Seseli tschuiliense* Pavl. ex Korov. 1962, Бот. мат. (Алма-Ата) 13 : 249; Коровин, 1963, Фл. Казах. 6 : 360.

Тип: «Чу-Илийские горы, возвышенность Хантау, каменистые склоны, 15 V 1951; 26 VI 1956, Н. В. Павлов» (АА, изотип, MW).

Распространение: рис. 1, *3*.

ЛИТЕРАТУРА

Закиров К. З. (1961). Флора и растительность бассейна реки Зеравшан, 2. Ташкент, Изд. АН УзССР. — Клюйков Е. В., Пименов М. Г. (1978). Ботанико-географический анализ рода *Elaeosticta* Fenzl (*Umbelliferae*). Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 5. — Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. (1976). *Elaeosticta* Fenzl — род семейства *Umbelliferae*, самостоятельный по отношению к *Scaligeria* DC. Бюл. МОИП, отд. биол., 81, 6. — Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. (1978). Дополнения и уточнения к систематике рода *Elaeosticta* и близких таксонов (*Umbelliferae—Apioideae*). Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 6. — Коровин Е. П. (1928). Род *Sca-*

ligeria DC. (*Umbelliferae*) и его филогения. Тр. САГУ, сер. 8б, 2. — Коровин Е. П. (1948). Новые виды сем. зонтичных флоры Узбекистана. 2. Бот. мат. (Ташкент), 12. — Коровин Е. П. (1950). Род Гиалолена — *Hyalolaena* Bunge. В кн.: Флора СССР, 16. М.; Л., Изд. АН СССР. — Коровин Е. П. (1962). Новые роды и виды из семейства зонтичных флоры Казахстана. Тр. Инст. бот. АН КазССР, 13. — Пименов М. Г., Клюйков Е. В. (1981). Материалы к систематике *Korshinskya*, *Physospermum*, *Astomatopsis* и близких родов *Umbelliferae—Smyrnieae* s. str. Бот. ж., 66, 4. — Пименов М. Г., Клюйков Е. В., Терехин А. Т., Девяткова Г. Н. (1981). Разграничение родов геофильных зонтичных с помощью методов многомерной статистики. Бот. ж., 66, 3. — Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. (1979). Типификация родов сем. *Umbelliferae* флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 16. — Регель Э. (1881). Описание новых и более редких растений по материалам, собранным О. А. Федченко в Туркестане и Кокане. Изв. Общ. любит. естествозн., антроп., этногр., 34, 2. — Шишкин Б. К. (1950). Зонтичные — *Umbelliferae* Moris. (таблица для определения родов; роды: Гименолима — *Hymenolyma* Korov., Ожерельник — *Ormopterum* Schischk. gen. nov.). В кн.: Флора СССР, 16. М.; Л., Изд. АН СССР. — Bunge A. (1852). Beitrag zur Kenntniss der Flora Russlands und der Steppen Central-Asiens. (Mém. Acad. Sci. St.-Pétersb.). Separat. — Pimenov M. G., Kluykov E. V. (1980). Notes on *Muretia* and *Stefanoffia*. Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 38, 2. — Regel E., Herder F. (1866). Enumeratio plantarum in regionibus cis- et transiliensibus a cl. Semenovio anno 1857 collectarum. Bul. Soc. Nat. Moscou, 39, 2.

Московский
государственный университет.

Получено 18 XII 1980.

SUMMARY

A critical analysis of the species of the genus *Hyalolaena* has been carried out on the basis of their morphological and anatomical characters. Only two species — *H. jaxartica* (type species) and closely related *H. depauperata* — remain included into this genus. We transferred *H. paniculata* to the genus *Elaeosticta*. *H. collina* is a synonym of *E. knorringiana*. On the other hand, the genus *Hymenolyma* and some taxa, previously described in the genera *Muretia*, *Scaligeria* and *Seseli*, were shown to be taxonomically related to *Hyalolaena*. As a result, this genus counts 8 species, belonging to three sections and two subsections. The intrageneric system in *Hyalolaena*, as well as 6 new nomenclatural combinations were suggested for this genus for the first time.

УДК 581.4 : 581.331.2

Д. Б. Архангельский

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН СОВРЕМЕННЫХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

D. B. ARKHANGELSKY. MORPHOLOGICAL TYPES OF POLLEN GRAINS OF RECENT FLOWERING PLANTS

Рассматриваются некоторые вопросы классификации пыльцевых зерен современных цветковых растений. Для них выявлены 58 морфологических (апертурных) типов, в характеристику которых входят типы апертур, их число и положение на оболочках. Предлагается новая общая схема вероятной эволюции типов пыльцевых зерен, которые располагаются по девяти уровням (0—VIII). Каждому типу даны определения в морфологических терминах и названия по тем таксонам, у которых они наиболее широко представлены и являются наиболее четко выраженными в морфологическом отношении.

Палинология на современном этапе накопила огромный фактический материал по морфологии спор и пыльцевых зерен всех основных групп высших растений. Этот материал успешно используется для решения многих вопросов систематики и филогении, а также для целей биостратиграфии континентальных отложений. Немаловажное значение палиноморфология имеет, в частности, для установления эволюционных взаимосвязей таксонов в системе современных цветковых растений. С этим связана необходимость построения общей схемы классификации морфологических типов пыльцевых зерен по единому структурному плану.

Мы проанализировали палиноморфологический материал по более чем 20 тыс. видам, принадлежащим почти к 6 тыс. родам из 485 семейств цветковых растений.[1] На этой основе мы предложили новую схему классификации морфологических (апертурных) типов пыльцевых зерен современных цветковых растений, в которой отражены наши представления об эволюционных уровнях их структурной организации.

За последние 30 лет разные авторы предложили свыше десяти классификаций морфологических типов спор и пыльцевых зерен (Iversen, Troels-Smith, 1950; Faegri, Iversen, 1950; Erdtman, 1952; Erdtman, Vishnu-Mittre, 1958; Erdtman, Straka, 1961; Vishnu-Mittre, 1964; Straka, 1964; Kuyl et al., 1955; Ikuse, 1956; Pla Dalmau, 1961; Куприянова, 1965, и др.).

Наиболее распространенная у зарубежных палинологов морфографическая система классификации (NPC-ключ), предложенная G. Erdtman и H. Straka (1961), не исчерпывает, однако, всего многообразия морфологических типов пыльцевых зерен цветковых растений и спор папоротникообразных. В ней дано лишь 25 типов, общих и голосемянным растениям, и папоротникообразным, тогда как, по мнению Л. А. Куприяновой (1969), основных морфологических типов должно быть не менее 40.

Для части морфологических типов пыльцевых зерен, кроме морфологических схем, предложены также эволюционные и филогенетические схемы (Куприянова, 1948, 1954, 1973; Тахтаджян, 1948, 1964; Takhtajan, 1959; Pla Dalmau, 1961; Vishnu-Mittre, 1964; Мейер, 1965; Nair, 1965a, b, 1967; Архангельский, 1967, 1971, 1973; Doyle, 1969, 1978; Doyle et al., 1975; Mitroiu, 1970; Muller, 1970; Агабабян, 1972, 1973; Walker, 1974; Walker, Doyle, 1975). В этих схемах намечены эволюционные связи только 10—15 морфологических типов пыльцевых зерен. Схемы отражают широко распространенные в настоящее время тенденции в оценке эволюции апертур, различные типы которых выводятся из дистально-однобороздных пыльцевых зерен. В то же время некоторые апертурные типы, такие как лучевые («щелевые») и биполярные, представляются еще более примитивными и наличие их у цветковых растений явно говорит о необходимости пересмотра эволюционного статуса биполярных апертур. Кажется странным тот факт, что однолучевые апертуры спор папоротникообразных понимаются как производные трехлучевых (Nayar, 1963; Devi, 1979), тогда как у цветковых растений этот же в общем принципиальный тип апертур почему-то рассматривается как более эволюционно продвинутый.

---

[1] Этот материал оформлен в виде иконотеки пыльцевых зерен, содержащей изображения из более чем 1300 отечественных и зарубежных публикаций. Иконотека хранится в Музее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде (Архангельский, 1982).

Классификация пыльцевых зерен основывается на наиболее характерных признаках их оболочек — апертурах, утонченных участках спородермы, предназначенных для выхода пыльцевых трубок, а также тех мест или каналов, по которым осуществляется передача питательных веществ в момент формирования пыльцевых зерен из материнских клеток в диадах и тетрадах.

Апертуры пыльцевых зерен по своему строению могут быть простые или сложные. Простые апертуры представлены 4 типами: лучи («щели»), борозды, бороздки (руги) и поры. Сложные апертуры представлены 3 типами: бороздно-оровые, бороздно-поровые и порово-оровые. По характеру расположения на оболочке различаются апертуры биполярные, биполярно-экваториальные, полярные (дистальные и проксимальные), экваториальные, меридиональные и глобальные. Число апертур может быть от 1 до 2—20 или даже до 80 (поры), или апертуры совсем отсутствуют (Куприянова, Алешина, 1972; Архангельский, Артюшенко, 1975; Архангельский, 1978).

Общее число морфологических, или, как мы их называем, апертурных, типов пыльцевых зерен у современных цветковых растений до сих пор нельзя считать установленным: по-видимому, оно достигает 60—65 или более. Как наиболее консервативная морфологическая структура половой сферы растений структура пыльцевых зерен дает возможность судить о близком родстве тех или иных таксонов, об их относительном эволюционном уровне и ступени специализации. Наличие тех или иных типов апертур у пыльцевых зерен свидетельствует также и об истории таксона.

В палинологической литературе до сих пор отсутствует общая схема вероятной эволюции пыльцевых зерен, в которой были бы отражены все ныне известные типы пыльцы, различающиеся по типам апертур, по их числу и положению на оболочках. Чтобы различить апертурные типы пыльцы, им надо дать также и названия таксономические, т. е. по названию тех таксонов, для которых они наиболее характерны и у которых ярко выражены. Таксономичность палиноморфологической схемы должна быть, с нашей точки зрения, обязательной для ее большей наглядности и практической применимости систематиками и палинологами, разрабатывающими вопросы эволюции и филогении различных таксонов современных цветковых растений. Способ отображения эволюции пыльцевых зерен по структурным уровням (Takhtajan, 1959; Тахтаджян, 1964) мы считаем наиболее удачным и правильным. Мы полагаем, что уровни эволюции отражают только типы апертур, число же апертур имеет значение лишь для установления конкретной линии (направления) эволюции при переходе от одного типа апертур к другому. Типы пыльцевых зерен резко различаются по характеру основных типов апертур, который определяет и форму пыльцевого зерна. Среди пыльцевых зерен современных цветковых растений мы выявили 58 апертурных типов, в характеристику которых входит прежде всего число апертур, их типы (простые и сложные), а также положение апертур на оболочке. Каждому из установленных нами типов даны, помимо морфологических, названия таксономические.

Отправным моментом построения схемы классификации морфологических типов пыльцевых зерен является выяснение статуса примитивности (древности) апертурных структур. В разные годы высказывались различные точки зрения о том, какой тип апертур следует считать наиболее древним. F. Pohl (1928) писал, что наиболее древней можно рассматривать пыльцу однобороздного типа и что наличие ее в разных группах растений — голосеменных, примитивных двудольных и однодольных — указывает на их филогенетические связи. R. Wodehouse (1935, 1936) впервые разработал схемы развития типов пыльцы голосеменных и покрытосеменных растений, где указал на возможность возникновения трехбороздных пыльцевых зерен от однобороздной пыльцы типа магнолиевых, полагая, что связующим типом были пыльцевые зерна, характерные в настоящее время только для родов *Illicium* L. и *Schisandra* L. C. Rich. Вслед за Wodehouse архаичность однобороздной пыльцы признавали А. Л. Тахтаджян и А. А. Яценко-Хмелевский (1945).

За последние десятилетия для двудольных и однодольных растений открыты дистально-лучевые апертуры и их переходные формы к однобороздным и трехбороздным пыльцевым зернам, а также биполярно-лучевые зонально-6-поровые пыльцевые зерна. С нашей точки зрения, дистально-лучевые апертуры следует наряду с типом Schisandra и спирально-бороздными оболочками рассматривать как исходные (первичные) типы, давшие в процессе эволюции весь спектр морфологических типов пыльцевых зерен современных цветковых растений. Поэтому и дистально-однобороздные пыльцевые зерна как двудольных, так и однодольных растений следует считать производными от пыльцевых зерен с лучевыми апертурами. Это доказывает единство их происхождения от общих предковых форм, имевших, вероятно, биполярно-лучевые оболочки, обнаруженные в ископаемом состоянии у формального рода *Duplosporis* Pflug (*D. stipator* Pflug).

При разработке схемы классификации пыльцевых зерен мы исходили из трех основных типов их образования (Жадовский, 1924; Поддубная-Арнольди, 1964). Это обстоятельство не учитывалось ранее при построении схем эволюции апертур (Тахтаджян, 1948, 1964; Takhtajan, 1959; Куприянова, 1969; Агабабян, 1969, 1972, 1973; Mitroiu, 1970). Тем более интересно отметить, что безапертурные пыльцевые зерна образуются при сукцессивном типе формирования микроспор, а дистально-однобороздные — при симультанном и промежуточном типах; однопоровые пыльцевые зерна формируются как при симультанном, так и при сукцессивном типах. Сукцессивный тип образования микроспор указывается также для рода *Podostemon* L. C. Rich., пыльца которого оказывается трехбороздной, а пыльца остальных родов сем. *Podostemaceae* характеризуется другими апертурными типами. Очевидно, следует признать у таксонов наличие потенциальной возможности параллельного образования тех или других типов оболочек по апертурам в зависимости от общего морфофизиологического характера таксона. Мы приходим к выводу, что апертурные типы пыльцевых зерен в таксонах высшего ранга (семействах, порядках) представляют собой гомологические ряды, которые могут быть прослежены по всей системе цветковых растений. Вместе с тем могут быть выявлены общие для таксонов высшего ранга направлениа их эволюции по пыльцевым зернам, как это сделано в первом приближении для порядков *Magnoliales* и *Hamamelidales* (Агабабян, 1969, 1973). Первые же фазы формирования пыльцевых зерен или спор, принадлежащих к одному морфологическому типу, являются как бы общими в своей структурной основе и могут имитиповать иринадлежность к одному таксону. Только в дальнейшем, когда происходит усложнение структурной организации, выявляется их действительная таксономическая определенность, как это установлено для различных родов и видов папоротникообразных (Рыбакова, 1960).

Морфологический тип пыльцы свидетельствует об уровне эволюции таксона, а тип палинотаксономический — о ступени его специализации. Палиноморфологический анализ порядков цветковых растений показывает, что каждый порядок за исключением монотипных представляет собой совокупность определенных палинотаксономических типов, охватывающих ряд морфологических (апертурных) типов пыльцевых зерен различного эволюционного уровня. Общее число апертурных типов в порядке является показателем числа эволюционных ступеней, пройденных за всю историю существования соответствующим таксоном высшего ранга. Эволюционная лестница порядка может начинаться с любого апертурного типа и показывать, таким образом, его филогенетические связи с ближайшими родственными таксонами. Рангу порядка предлагается палинологическое подразделение — группа типов из относительно эволюционно близких друг к другу морфологических типов; рангу подкласса в палинологическом аспекте будет соответствовать комплекс типов, представляющих часть спектра морфологических типов, характерного для всего класса растений.

Апертурный тип — это одна из стадий эволюции пыльцы, закрепляемая таксоном в процессе его специализации и становлении типа как таксономического. Если таксон высшего ранга обладает большим числом апертурных типов, то это доказывает прежде всего эволюционную пластичность таксона и его дальнейшую историческую перспективу.

В зависимости от основных типов апертур, их положения на оболочках пыльцевых зерен и числа апертур мы установили 9 уровней эволюции (0—VIII), каждый из которых включает соответствующий ряд морфологических (апертурных) типов пыльцевых зерен.

В качестве исходных типов пыльцевых зерен цветковых растений мы рассматриваем два морфологических типа (см. рисунок), вероятно, отвечающих двум типам образования микроспор и составляющих первый уровень в эволюции апертур (типы Schisandra и Hedyosmum). До последнего времени мы считали (Архангельский, 1978), что существует, возможно, еще и нулевой уровень, включающий какие-то биполярно-апертурные (лучевые) типы пыльцы. Представителями такого типа оказались пыльцевые зерна *Loranthus europaeus* Jacq. (Куприянова, Алешина, 1978); мы помещаем его на нулевой уровень. Таксономическое название этого типа, очевидно, в дальнейшем следует изменить и скорее всего дать ему наименование «Crossosoma» (*C. californicum* Nutt., сем. *Crossosomataceae*), так как имеется указание, что апертуры пыльцевых зерен этого вида «сливаются на обоих полюсах» (Erdtman, 1952 : 133) и, таким образом, этот морфологический тип пыльцы впервые проявляется на эволюционной лестнице еще в порядке *Dilleniales*. Аналогичный типу Loranthus (Crossosoma) в пределах надпорядка *Magnolianae* изображается тип Illicium floridanum, обнаруживаемый также и у *I. cambodianum* Hance и описываемый как меридионально-3-слитно-бороздный со сливающимися концами борозд на обоих полюсах (Агабабян, 1969). Вероятно, тип пыльцы вида *I. floridanum* L. правильнее определять как биполярно-лучевой с 3 лучами, сливающимися в экваториальной области. Для более правильного таксономического названия этого морфологического типа пыльцевых зерен желательно исследование пыльцы всех видов рода *Illicium* L., с палинологической точки зрения наиболее древнего в системе надпорядка *Magnolianae* и несомненно дающего материал для более точного установления характера перехода от биполярно-лучевых апертур к дистальнослитно-меридионально-6-бороздным и меридионально-3-бороздным пыльцевым зернам.

Уровень II эволюции составляют дистально-лучевые и зонально- и спиральнобороздные типы. Уровень III эволюции представляют слитно-апертурные типы, уровень IV эволюции включает бороздные пыльцевые зерна, на уровне V — бороздно-оровые, бороздковые, бороздко-оровые и бороздно-поровые пыльцевые зерна, на уровне VI — исключительно поровые и на уровне VII — порово-оровые. Уровень VIII (наиболее высокий) эволюции пыльцевых оболочек составляют безапертурные пыльцевые зерна.

Всего мы прослеживаем 28 линий эволюции, при этом два исходных типа зерен (роды *Schisandra* и *Hedyosmum* Swartz) в некоторых случаях дают в ходе своей дальнейшей эволюции одинаковые типы апертур. Этот факт, вероятно, объясняет наиболее широкую представленность среди двудольных растений, в частности меридионально-трехбороздных пыльцевых зерен.

Ниже приводится список 58 апертурных типов пыльцевых зерен по их предполагаемым эволюционным уровням (см. также рисунок).

Нулевой уровень (биполярно-лучевые апертуры)

1 тип — Loranthus, биполярно-лучевые (3-лучевые)-слитно-экваториальные, *L. europaeus* Jacq., *Loranthaceae*.

I уровень (дистальнослитно-меридионально-6-бороздные, дистально-5-лучевые апертуры)

2 тип — Schisandra, дистальнослитно-3-бороздные, с тремя меридиональными бороздами, *S. chinensis* (Turcz.) Baill., *Schisandraceae*, производный от типа 1;

3 тип — Hedyosmum, дистально-лучевые с пятью лучами, *H. cumbalense* Karst., *Chloranthaceae*, производный от типа 1.

II уровень (биполярно-лучевые-зональнопоровые, дистально-4—3-лучевые, зонально- и спиральнобороздные апертуры)

4 тип — Siparuna, биполярно-лучевые с тремя лучами — зональношестипоровые, *S. amazonica* Mart. ex DC., *Monimiaceae*, производный от типа 2;

5 тип — Canella, дистально-лучевые с тремя лучами, *C. winterana* (L.) Gaert., *Canellaceae*, производный от типа 3;

6 тип — Acrocomia, дистально-лучевые с четырьмя лучами, *A. totai* Mart., *Arecaceae*, производный от типа 3;

7 тип — Dendromecon, зональноопоясанно-бороздные, *D. rigida* Benth., *Papaveraceae*, производный от типа 1;

8 тип — Berberis, спирально-бороздные, *B. vulgaris* L., *Berberidaceae*, производный от типа 1;

9 тип — Eupomatia, экваториальноопоясанно-бороздные, *E. laurina* R. Br., *Eupomatiaceae*, производный от типа 1;

10 тип — Nymphaea, дистальноопоясанно-бороздные, *N. tetragona* Georgi, *Nymphaeaceae*, производный от типа 1.

III уровень (дистальнослитно-бороздные, бороздко-слитные апертуры)

11 тип — Neurada, дистально-лучевые с тремя лучами — дистально-3-поровые, *N. procumbens* L., *Neuradaceae*, производный от типа 4;

12 тип — Cuphea, дистальнослитно-меридионально-4-бороздно-оровые, *C. verticillata* H. B. et K., *Lythraceae*, производный от типа 2;

13 тип — Lagenaria, дистальнослитно-меридионально-3-бороздно-оровые, *L. vulgaris* Ser., *Cucurbitaceae*, производный от типа 2;

14 тип — Magnolia, дистально-однобороздные (лучевые с 2 лучами), *M. virginiana* L., *Magnoliaceae*, производный от типа 5;

15 тип — Mahonia, дистальнослитно-меридионально-3-бороздные, *M. aquifolium* (Pursh) Nutt., *Berberidaceae*, производный от типа 5;

16 тип — Neptunia, дистальнослитно-меридионально-4-бороздные, *N. oleracea* Lour., *Mimosaceae*, производный от типа 6;

17 тип — Paxia, слитно-бороздковые, *P. austrolasica* (Hook. f.) Ö. Nilss., *Portulacaceae*, производный от типа 8.

IV уровень (бороздные апертуры)

18 тип — Asiasarum, меридионально-6-бороздные, *A. sieboldii* (Miq.) Maekawa, *Aristolochiaceae*, производный от типа 4;

19 тип — Dionysia, меридионально-8-бороздные, *D. caespitosa* Boiss., *Primulaceae*, производный от типа 2;

20 тип — Chloranthus, меридионально-7-бороздные, *Ch. japonicus* Sieb., *Chloranthaceae*, производный от типа 2;

21 тип — Sarracenia, меридионально-10-бороздные, *S. psittacina* Michx., *Sarraceniaceae*, производный от типа 2;

22 тип — Calycanthus, меридионально-2-бороздные, *C. floridus* L., *Calycanthaceae*, производный от типа 5;

23 тип — Leontice, меридионально-3-бороздные, *L. leontopetalum* L., *Berberidaceae*, производный от типа 15;

24 тип — Draba, меридионально-4-бороздные, *D. alpina* L., *Brassicaceae*, производный от типа 16;

25 тип — Heliamphora, меридионально-5-бороздные, *H. heterodoxa* Steyerm., *Sarraceniaceae*, производный от типа 3.

V уровень (бороздно-оровые, бороздковые, бороздко-оровые, бороздно-поровые апертуры)

26 тип — Sarcosperma, меридионально-4-бороздно-оровые, *S. arboreum* Hook. f. in Benth. et Hook. f., *Sapotaceae*, производный от типа 12;

27 тип — Polygonum, меридионально-3-бороздно-оровые, *P. aviculare* L., *Polygonaceae*, производный от типа 13;

28 тип — Myoporum, меридионально-3-бороздно-6-оровые, *M. acuminatum* R. Br., *Myoporaceae*, производный от типа 13;

29 тип — Sanguisorba, меридионально-6-бороздно-оровые, *S. officinalis* L., *Rosaceae*, производный от типа 18;

30 тип — Breynia, меридионально-7—8—10-бороздно-зонально-многооровые, *B. accrescens* Hayata, *Euphorbiaceae*, производный от типа 20;

31 тип — Elaterium, меридионально-8-бороздно-рассеянно-оровые, *E. ciliatum* Cogn., *Cucurbitaceae*, производный от типа 19;

32 тип — Lonchostoma, меридионально-10-бороздно-оровые, *L. monostylis* Sond in Harv. et Sond, *Bruniaceae*, производный от типа 21;

33 тип — Portulaca, 12-бороздковые, *P. grandiflora* Hook., *Portulacaceae*, производный от типа 17;

34 тип — Corydalis, бизонально-3-бороздковые (меридионально-3-бороздковые-проксимально-3-бороздковые, или «рассеянно-6-бороздковые»), *C. aurea* Willd., *Fumariaceae*, производный от типа 17;

35 тип — Montia, 6-бороздковые, *M. minor* Gmel., *Portulacaceae*, производный от типа 17;

36 тип — Symplocos, меридионально-3-бороздко-оровые, *S. chinensis* (Lour.) Desv., *Symplocaceae*, производный от типа 27;

37 тип — Hyperbaena, меридионально-3-бороздно-поровые, *H. domingensis* Benth., *Menispermaceae*, производный от типа 27;

38 тип — Didymeles, меридионально-3-бороздно-зонально-6-оровые, *D. madagascariensis* Willd., *Didymelaceae*, производный от типа 27;

39 тип — Nothofagus, меридионально-7-бороздковые, *N. brassi* Steen., *Fagaceae*, производный от типа 20;

40 тип — Bauera, меридионально-2-бороздно-поровые, *B. sessiliflora* F. v. Muoll., *Cunoniaceae*, производный от типа 22;

41 тип — Bombax, меридионально-3-бороздковые, *B. anceps* Pierre, *Bombacaceae*, производный от типа 23;

42 тип — Buxus, зонально-опоясаннобороздные-многооровые, *B. laevigata* (Sw.) Spreng., *Buxaceae*, производный от типа 7;

43 тип — Echinopepon, многобороздко-оровые, *E. coulteri* (A. Gray) Rose, *Cucurbitaceae*, производный от типа 33.

VI уровень (поровые апертуры)

44 тип — Dumasia, бизонально-3-поровые, *D. villosa* DC., *Fabaceae*, производный от типа 11;

45 тип — Theligonum, экваториально-8-поровые, *Th. cynocrambe* L., *Theligonaceae*, производный от типа 19;

46 тип — Drimys, дистально-1-поровые, *D. winteri* J. R. et G. Forst., *Winteraceae*, производный от типа 14;

47 тип — Piptocalyx, экваториально-2-поровые, *P. moorei* Oliv., *Trimeniaceae*, производный от типа 22;

48 тип — Sphenostemon, экваториально-3-поровые, *S. balansae* Baill., *Trimeniaceae*, производный от типа 23;

49 тип — Campanula, экваториально-4-поровые, *C. rotundifolia* L., *Campanulaceae*, производный от типа 24;

50 тип — Aptandra, дистально-4-поровые, *A. liriosmoides* Spruce ex Miers, *Olacaceae*, производный от типа 6;

51 тип — Ptychopetalum, бизонально-3-поровые, *P. petiolatum* Oliv., *Olacaceae*, производный от типов 7 и 42;

52 тип — Alternanthera, рассеянно-7-поровые, *A. gracilis* Loes in Fedde, *Amaranthaceae*, производный от типа 8;

53 тип — Chenopodium, многопоровые, *Ch. album* L., *Chenopodiaceae*, производный от типа 8;

54 тип — Thalictrum, рассеянно-6-поровые, *Th. alpinum* L., *Ranunculaceae*, производный от типа 35.

VII уровень (порово-оровые апертуры)

55 тип — Trichosanthes, экваториально-4-порово-оровые, *T. anguina* L., *Cucurbitaceae*, производный от типа 26;

56 тип — Cachrys, экваториально-3-порово-оровые, *C. alpina* Bieb., *Apiaceae*, производный от типа 36;

57 тип — Juglans, многопорово-оровый, *J. regia* L., *Juglandaceae*, производный от типа 43.

VIII уровень (безапертурные пыльцевые зерна)

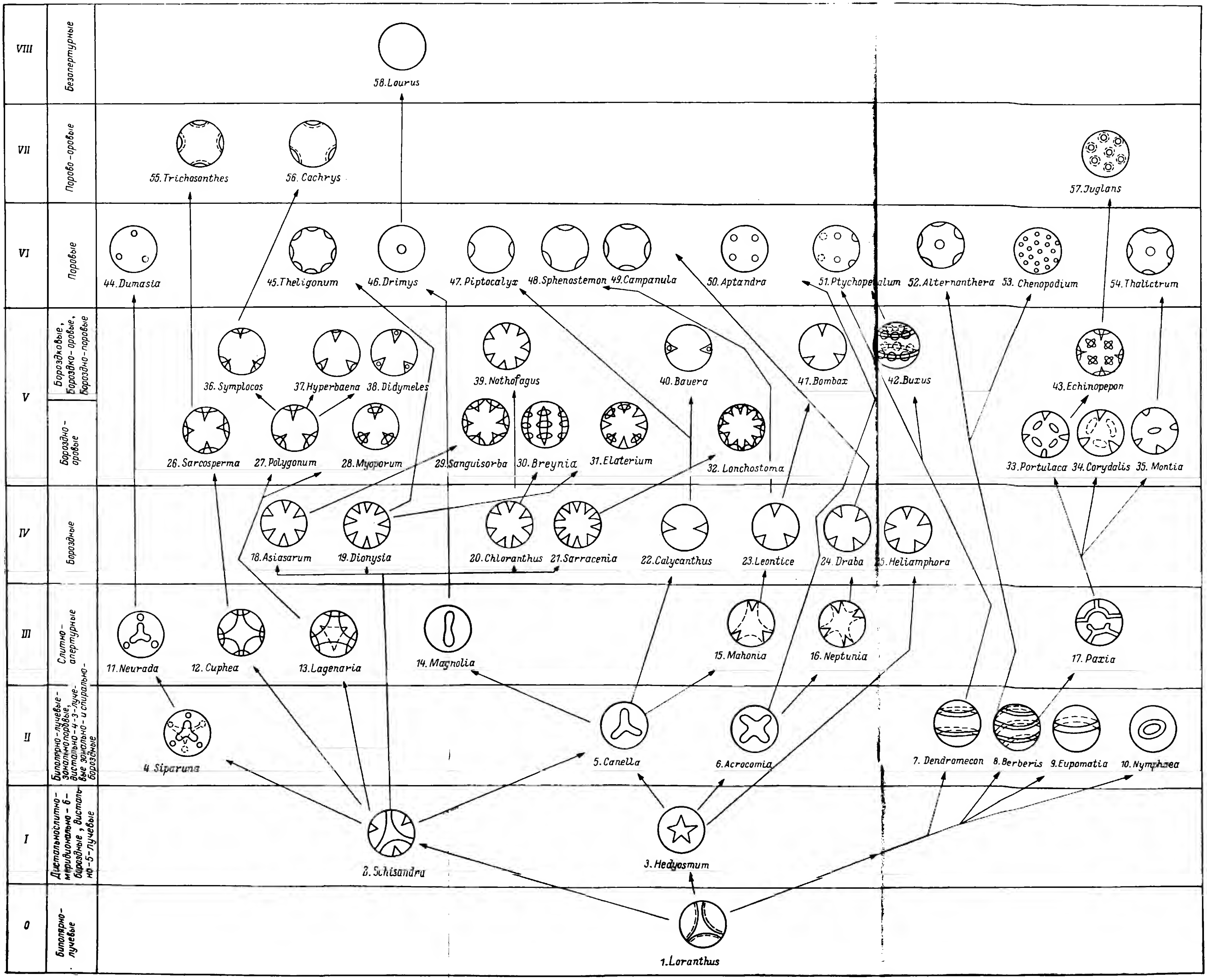
58 тип — Laurus, безапертурные пыльцевые зерна, *L. nobilis* L., *Lauraceae*, производный от типа 46.

В случае обнаружения у какого-либо таксона нового типа оболочек по апертурам или переходной формы от одного типа к другому их местоположение на схеме может быть четко определено в соответствующем уровне и линии развития пыльцевых зерен и тип представит недостающее звено в единой схеме эволюции определенного ряда типов, в частности многобороздных и многобороздкооровых пыльцевых зерен, исходные типы которых, на наш взгляд, следует искать среди представителей порядков *Ranunculales* и *Papaverales*.

В заключение излагаем нашу точку зрения об эволюции апертур как последовательном переходе от экваториальнослитно-биполярно-лучевых через дистальнослитно-меридионально-бороздные, бороздно-оровые и слитно-бороздковые к бороздковым, бороздно-оровым и далее к порово-оровым. Эволюция апертурных типов пыльцевых зерен современных цветковых растений нам представляется как постепенно усложняющийся ряд от биполярно-лучевых и дистально-лучевых (что отличает их от спор папоротникообразных, имеющих проксимальную 3-лучевую щель прорастания) через рамификацию на бороздно-оровые, бороздные, бороздно-поровые, бороздковые и поровые пыльцевые зерна к безапертурным оболочкам типа Laurus, с почти полной редукцией экзины и к безэкзинным безапертурным оболочкам, известным в настоящее время у рода *Heliconia* L.

ЛИТЕРАТУРА

Агабабян В. Ш. (1969). Палиноморфология *Magnolianae* и некоторых примитивных покрытосеменных. Автореф. докт. дис. Ереван. — Агабабян В. Ш. (1972). К вопросу о происхождении зонапертурного типа пыльцы у покрытосеменных. Уч. Зап. Ереванск. гос. унив., ест. науки, 3. — Агабабян В. Ш. (1973). Пыльца примитивных покрытосеменных. Ереван, Изд. АН АрмССР. — Архангельский Д. Б. (1967). Палинологические данные к систематике и филогении семейств *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae*. Автореф. канд. дис. Л. — Архангельский Д. Б. (1971). Палинотаксономия *Thymelaeaceae* s. l. В кн.: Морфология пыльцы (*Cucurbitaceae*, *Thymelaeaceae*, *Cornaceae*). Л., Наука. — Архангельский Д. Б. (1973). Палинотаксономия семейства *Berberidaceae*. В кн.: Морфология пыльцы и спор современных растений. Л., Наука. — Архангельский Д. Б. (1978). Морфологические типы пыльцы современных покрытосемянных растений. Тез. докл. VI делегатского съезда ВБО, Кишинев, 12—17 сентября 1978. Л., Наука. — Архангельский Д. Б. (1982). Палинологическая иконотека, ее цели и задачи. Бот. ж., 67, 5. — Архангельский Д. Б., Артюшенко З. Т. (1975). Пыльцевые зерна. В кн.: Ал. А. Федоров, З. Т. Артюшенко. Атлас по описательной морфологии высших растений, Цветок. Л., Наука. — Жадовский А. Е. (1924). Типы развития пыльцы и их филогенетическое значение. Тр. по прикл. бот., ген., сел., 14, 5. — Куприянова Л. А. (1948). Морфология пыльцы однодольных растений. Тр. Бот. инст., сер. 1.


VIII
Безапертурные
VII
Порово-оровые
VI
Поровые
V
Бороздковые, бороздно-оровые, бороздно-поровые
Бороздно-оровые
IV
Бороздные
III
Слитно-апертурные
II
Биполярно-лучевые-зонально-поровые, дистально-4-3-лучевые зонально- и спирально-бороздные
I
Дистальнослитно-меридионально-6-бороздные, дистально-5-лучевые
0
Биполярно-лучевые
58. Laurus
55. Trichosanthes
56. Cachrys
57. Juglans
44. Dumasia
45. Theligonum
46. Drimys
47. Piptocalyx
48. Sphenostemon
49. Campanula
50. Aptandra
51. Ptychopetalum
52. Alternanthera
53. Chenopodium
54. Thalictrum
36. Symplocos
37. Hyperbaena
38. Didymeles
39. Nothofagus
40. Bauera
41. Bombax
42. Buxus
43. Echinopepon
26. Sarcosperma
27. Polygonum
28. Myoporum
29. Sanguisorba
30. Breynia
31. Elaterium
32. Lonchostoma
33. Portulaca
34. Corydalis
35. Montia
18. Asiasarum
19. Dionysia
20. Chloranthus
21. Sarracenia
22. Calycanthus
23. Leontice
24. Draba
25. Heliamphora
11. Neurada
12. Cuphea
13. Lagenaria
14. Magnolia
15. Mahonia
16. Neptunia
17. Paxia
4. Siparuna
5. Canella
6. Acrocomia
7. Dendromecon
8. Berberis
9. Eupomatia
10. Nymphaea
2. Schisandra
3. Hedyosmum
1. Loranthus

Флора и систематика высших растений, 7. — Куприянова Л. А. (1954). Палинологические данные о филогении класса однодольных растений. ДАН СССР, 98, 2. — Куприянова Л. А. (1965). Палинология сережкоцветных (*Amentiferae*). М.; Л., Наука.— Куприянова Л. А. (1969). Об эволюционных уровнях в морфологии пыльцы и спор. Бот. ж., 54, 10. — Куприянова Л. А. (1973). Значение морфологии пыльцы и спор для филогении растений и спорово-пыльцевого анализа. Проблемы палинологии. Тр. III Междунар. конф. М. — Куприянова Л. А., Алешина Л. А. (1972). Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР, 1. Л., Наука. — Куприянова Л. А., Алешина Л. А. (1978). Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л., Наука. — Мейер Н. Р. (1965). Палинологические исследования группы порядков водолюбов (*Helobiae*) и семейства нимфейных (*Nymphaeaceae*) в целях систематики и палеогеографии. Автореф. канд. дис. М. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных. М., Наука. — Рыбакова Н. О. (1960). Изменение морфологических признаков спор некоторых видов папоротников в процессе их развития. Изв. вузов, Геология и разведка, 5. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., Изд. МОИП. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л. Наука. — Тахтаджян А. Л., Яценко-Хмелевский А. А. (1945). Опыт стандартизации палинологической терминологии. Изв. АН АрмССР, 5—6. — Devi S. (1979). Spore types, morphological evolution and phylogeny in the *Pteridaceae*. Grana, 18, 1. — Doyle J. A. (1969). Cretaceous angiosperm pollen of the Atlantic coastal plain and its evolutionary significance. J. Arnold Arb., 50, 1. — Doyle J. A. (1978). Origin of Angiosperms. Ann. Rev. Ecol., Syst., 9. — Doyle J. A., Van Campo M., Lugardon B. (1975). Observations on exine structure of *Eucommiidites* and lower cretaceous angiosperm pollen. Pollen et Spores, 17, 3. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Uppsala. — Erdtman G., Straka H. (1961). Cormophyte spore classification. Geol. Foren. Forhandl., 83, 1. — Erdtman G., Vishnu-Mittre. (1958). On terminology in pollen and spore morphology. Grana Palynologica, 1, 3. — Faegri K., Iversen J. (1950). Textbook of modern pollen analysis. Copenhagen. — Ikuse M. (1956). Pollen grains of Japan. Tokyo. — Iversen J., Troels-Smith J. (1950). Pollenmorphologische difinition und typen. Danm. geol. unders., IV, 3, 8. — Kuyl O. S., Muller J., Waterblok H. (1955). The application of palynology to oil geology with reference to western Venezuela. Geol. Mijnbouw, 17, 3. — Mitroiu N. (1970). Etudes morphopolliniques et des aspects embryologiques sur les «Polycarpicae» et *Helobieae*, avec des consideration phylogenetiques. Acta Horti Bucurestiensis, 1969. — Muller J. (1970). Palynological evidence on early differentiation of Angiosperm. Biol. Rev., 45. — Nair P. K. K. (1965a). Pollen morphology of some families of *Monochlamydeae*. Bot. Notiser, 118, 2. — Nair P. K. K. (1965b). Trends in the morphological evolution of pollen and spores. J. Ind. Bot. Soc., 44, 4. — Nair P. K. K. (1967). Pollen morphology with reference to taxonomy and phylogeny of the *Monochlamydeae*. Rev. Palaeobot., Palynol., 3, 1—4. — Nayar B. K. (1963). Spore morphology of *Loxogramme*. Grana Palynologica, 4, 3. — Pla Dalmau J. M. (1961). Polen. Gerona. — Pohl F. (1928). Der einfaltige Pollen, sein Verbreitung und phylogenetische Bedeutung. Beihefte zum bot. Centralbl., 45, 1. — Straka H. (1964). Palynologia Madagassica et Mascarenica. Pollen et Spores, 6, 1. — Takhtajan A. L. (1959). Die Evolution der Angiospermen. Jena. — Vishnu-Mittre (1964). Contemporary thought in palynology. Phytomorphology, 14, 1. — Walker J. W. (1974). Aperture evolution in the pollen grains of primitive Angiosperms. Amer. J. Bot., 61, 10. — Walker J. W., Doyle J. A. (1975). The bases of Angiosperm phylogeny: palynology. Ann. Missouri Bot. Gard., 2, 3. — Wodehouse R. P. (1935). Pollen grains. New York—London. — Wodehouse R. P. (1936). Evolution of pollen grains. Bot. Rev., 2, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 V 1979.

SUMMARY

58 types of pollen grains have been established in flowering plants on the basis of the iconotheca (a collection of pictures) according to the character and number of apertures and to their position on the sporoderm. A new general scheme of probable evolution of apertural types of pollen, distributed by nine levels (0—VIII) of evolution and mainly expressed in polar projection, is proposed. Every pollen type is supplied with the morphological definition, their type species are denoted, and the taxonomical names are given. The evolution of morphological (apertural) pollen types in recent flowering plants is concluded to be an evolutionary series from the bipolar-radial type (*Loranthus*) through ramification into colporate, colpate, colpo-porate, rugate and porate pollen grains, towards non-apertural covers of the *Laurus* type with almost complete reduction of exine and towards non-exine non-apertural covers, which are known et present in *Heliconia*. Apertural types of pollen grains in the taxa of higher rank (families, orders) with the exception of the monotypic ones, present a homological rows, which may be traced through all the system of recent flowering plants.

УДК 581.84 : 631.0.55 : 582.476

Д. В. Громыко

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ДРЕВЕСИНЫ СЕМЕЙСТВА *TAXODIACEAE*

D. V. GROMYKO. A COMPARATIVE-ANATOMICAL STUDY OF WOOD IN THE FAMILY *TAXODIACEAE*

Проведено ксилотомическое изучение древесины представителей сем. *Taxodiaceae*. Исследована и описана древесина 10 видов. Выявлено изменение микроскопических признаков анатомического строения древесины на протяжении годичного кольца. Годичное кольцо разделено на 4 зоны, характеризующиеся комплексом признаков. Описано изменение анатомических признаков по зонам годичного кольца. Методика описания древесин детализирована с учетом изменения признаков. Выделены диагностические признаки, позволяющие отличать древесину родов сем. *Taxodiaceae*.

Анатомическое строение древесин сем. *Taxodiaceae* являлось предметом многих исследований. Среди первых работ можно назвать описание древесины *Sequoia sempervirens* (Jeffrey, 1903) и *Taiwania cryptomerioides* (Hayata, 1907), изучение образования вторичной древесины у *T. cryptomerioides* (Shimakura, 1934), исследование родственных связей в сем. *Taxodiaceae* на основе изучения анатомического строения древесины (Pierce, 1936). В работе A. Pierce предлагается ключ для определения древесин по типу и расположению пор на поле перекреста и толщине стенок лучевых клеток, приводится описание древесин 10 родов (включая род *Sciadopitys*). Определения и описания древесины представителей сем. *Taxodiaceae* даны и в фундаментальных работах А. А. Яценко-Хмелевского (1954а, б), P. Greguss (1972), Е. С. Чавчавадзе (1979). Чавчавадзе (1960) изучила изменение пор на поле перекреста с возрастом у некоторых таксодиевых. В ряде работ описаны отдельные анатомические признаки строения древесины сем. *Taxodiaceae*.

Однако, как показала практика палеоксилологов, на основании только этих исследований трудно проводить определение ископаемых древесин, так как палеоксилолог часто имеет дело с фрагментами древесины. В связи с этим в лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) была поставлена задача: провести сравнительно-анатомическое изучение древесины современных представителей сем. *Taxodiaceae*, обращая при этом особое внимание на изменение анатомических признаков в разных участках годичного кольца.

Материал для работы был предоставлен лабораторией палеоботаники и музеем БИН, музеем кафедры ботаники Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова. Изучали образцы древесины растений из естественных мест обитания, интродуцированных и оранжерейных. По каждому виду исследованы 1—3 образца, причем существенных различий у разных образцов одного вида не выявлено. Древесины брали не моложе 10 лет, так как по литературным данным и нашим наблюдениям, начиная с этого возраста, древесины представителей сем. *Taxodiaceae* обладают комплексом признаков, характерным для зрелых древесин. Описывали годичные кольца, средние по ширине, без патологических изменений. Были исследованы древесины 10 видов из 9 родов сем. *Taxodiaceae*:[1] *Athrotaxis cupressoides* D. Don (1), *Cryptomeria japonica*

---

[1] Цифры в скобках означают количество исследованных образцов.

D. Don (2), *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. (2), *Glyptostrobus pensilis* K. Koch (2), *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng (3), *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. (3), *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Bucholz (2), *Taiwania cryptomerioides* Hayata (3), *Taxodium distichum* Rich. (3), *T. mucronatum* Tenore (1). Все виды являются третичными реликтами и в настоящее время занимают ограниченные ареалы в Северной Америке, Юго-восточной Азии (Япония и Китай) и на о. Тасмания.

Древесины родов сем. *Taxodiaceae* определяются по ключам с достаточным трудом, чаще не определяются вовсе. Это можно объяснить тем, что ксилотомия обычно имеет дело с небольшим количеством материала: чаще это кусочки древесины, выбранные в различных частях ствола, на которых невозможно проследить все изменения анатомических структур, появляющиеся с возрастом. По этой причине имеются различия в микроскопических характеристиках одних и тех же признаков, приводимых в разных ключах.

Анатомические признаки изменяются не только с возрастом, но и на протяжении одного годичного кольца, что не принималось во внимание во многих работах. Так, Чавчавадзе (1979) различает разные типы пор и типы поровости на полях перекреста у представителей таксодиевых, но не указывает, как эти типы связаны с различными участками годичного кольца. Описания, приводимые в литературе, содержат перечень признаков, характерных для ранней древесины, с указанием отдельных черт строения поздней древесины, причем для описания произвольно выбирался участок ранней древесины. Учитывая изменение анатомических признаков по всему годичному кольцу, мы разделили годичное кольцо на четыре зоны: I. Первые слои; II. Средние слои; III. Переходные слои (I—III — ранняя древесина); IV. Поздняя древесина.

Зона первых слоев чаще всего представлена 2—3 (1—5) слоями трахеид. Ширина зоны первых слоев скоррелирована с шириной годичного кольца. Трахеиды отличаются большим диаметром и тонкими стенками; поровость радиальных стенок трахеид свободная, число пор незначительное (рис. 1, *1—3*; 2, *1—6* — см. вклейки).

Зона средних слоев — самая широкая зона годичного кольца, чаще всего наиболее четкие описания выполнены именно по трахеидам этой зоны. Анатомические признаки на протяжении этой зоны наиболее константны, и их легче изучить и описать. Мы считаем, что анатомические признаки именно этой зоны должны составлять основу описания древесины.

Зона переходных слоев. Этой зоны в годичном кольце может не быть совсем, если переход от ранней древесины к поздней был резким. У всех исследованных нами древесин переход был более или менее постепенным, и поэтому эта зона присутствовала. Ширина ее варьирует от 1—2 до 10 слоев трахеид, что также зависит от степени резкости перехода от ранней древесины к поздней. Трахеиды этой зоны более узкие и величина их пор меньше, чем в двух первых зонах; стенки их утолщены.

Зона поздней древесины обычно представлена 3—20 слоями трахеид. Стенки трахеид утолщены. Поры на радиальных и тангентальных стенках трахеид и на полях перекреста мелкие.

В результате изучения древесин сем. *Taxodiaceae* мы пришли к следующему порядку описания: 1) описание древесины по схеме Яценко-Хмелевского (1954а), базирующееся на изучении зоны средних слоев ранней древесины; 2) указание наиболее характерных особенностей строения древесины в зонах первых и переходных слоев ранней древесины, а также в зоне поздней древесины.

Анатомические описания

Athrotaxis cupressoides (рис. 2, *3*; 3, *7*; 4, *11* — см. вклейки). Годичные кольца узкие, четко выраженные; переход от ранней древесины к поздней постепенный; ранняя древесина в 3—4 раза шире поздней.

Трахеиды ранней древесины округлые или овальные в поперечном сечении, тонкостенные; трахеиды поздней древесины сплющены в радиальном направлении, толстостенные. На радиальных стенках трахеид ранней и поздней древесины поровость только однорядная, но в поздней древесине поры мелкие.

В зонах первых и переходных слоев ранней древесины поры расположены свободно; в зоне средних слоев они лежат чаще сближенно. На тангентальных стенках трахеид многочисленные мелкие поры имеются в поздней древесине и изредка — в зоне переходных слоев ранней древесины.

Лучи однорядные, высотой в 1—14 (чаще 3—5) слоев клеток; горизонтальные стенки клеток луча толще поперечных, гладкие. В зоне первых слоев ранней древесины 2—4 глиптостробоидных поры на поле перекреста в вертикальном ряду или по диагонали; в зоне средних слоев 1 или 3 таксодиоидные поры на поле перекреста, расположенные диагонально, если 2 поры, то в вертикальном ряду; в зоне переходных слоев и в поздней древесине 1—2 купрессоидные поры на поле перекреста, расположены диагонально.

Древесинная паренхима встречается в ранней древесине, редко — на границе ранней и поздней древесин, поперечные стенки клеток гладкие в тангентальном и радиальном сечениях; на радиальных стенках имеются мелкие полуокаймленные поры с узким отверстием.

Cryptomeria japonica (рис. 3, *4*). Годичные кольца широкие, хорошо заметные; переход от ранней древесины к поздней довольно резкий; поздняя древесина в несколько раз у́же ранней.

Трахеиды ранней древесины тонкостенные, в поперечном сечении многоугольные; трахеиды поздней древесины толстостенные, со щелевидным просветом. На радиальных стенках трахеид зоны первых слоев ранней древесины поры расположены свободно, однорядно; в зоне средних слоев на концах трахеид поровость может быть двурядной; в зоне переходных слоев и в поздней древесине поры расположены свободно и имеют уголковые или перекрещивающиеся отверстия. На тангентальных стенках трахеид поздней древесины имеются поры в незначительном количестве.

Лучи однорядные, высотой в 1—24 (чаще 2—4) слоя клеток; горизонтальные стенки клеток лучей толще тангентальных, выемчатые; индентуры хорошо выражены. В зоне первых слоев 1—3 поры на поле перекреста, таксодиоидного типа, расположены беспорядочно; в зоне средних слоев 1—4 таксодиоидные поры расположены диагонально, если их 2, то в горизонтальном ряду; в зоне переходных слоев и в поздней древесине 1—2 поры купрессоидного типа, расположены беспорядочно.

Древесинная паренхима встречается в поздней древесине и в первых слоях ранней древесины; поперечные стенки клеток на радиальном срезе гладкие, на тангентальном — с 1—2 крупными узлами. Пор на стенках клеток нет.

Cunninghamia lanceolata (рис. 1, *2*). Годичные кольца широкие, хорошо заметные; переход от ранней древесины к поздней постепенный; ранняя древесина гораздо шире поздней.

Трахеиды ранней древесины тонкостенные, в поперечном сечении 4—5-угольные; трахеиды поздней древесины толстостенные, в поперечном сечении сплющенные, со щелевидным просветом. На радиальных стенках трахеид зон средних и переходных слоев ранней древесины и в поздней древесине поровость однорядная, поры со щелевидными уголковыми отверстиями; в зоне первых слоев ранней древесины крупные поры с округлым отверстием расположены свободно. На тангентальных стенках трахеид зоны переходных слоев ранней древесины и в поздней древесине поровость однорядная из достаточно крупных (до 10 мкм), свободнолежащих пор с перекрещивающимися отверстиями.

Лучи высотой в 1—2 (чаще 1—8) слоя клеток, однорядные, редко с двурядными участками высотой в 1—2 слоя клеток. Горизонтальные стенки клеток луча намного толще тангентальных, выемчатые. Поры на полях перекреста в зонах первых и средних слоев ранней древесины таксодиоидные с эллиптическим отверстием с длинной осью по диагонали; в краевых клетках по 2—4 поры, если 4, то в двух горизонтальных рядах, в средних слоях клеток обычно по 2 поры, расположенные в один горизонтальный ряд или очередно; в зоне переходных слоев и в поздней древесине по одной купрессоидной поре на поле перекреста, отверстие поры расположено почти перпендикулярно к горизонтальной стенке клеток луча.

Древесинная паренхима встречается в ранней и поздней древесине; на поперечных стенках клеток в радиальном сечении один небольшой узел, в тангентальном сечении много мелких узлов; полуокаймленные поры встречаются на радиальных и тангентальных стенках клеток.

Glyptostrobus pensilis (рис. 2, *5*; 3, *3*, *6*, *10*; 4, *9*, *10*, *12*). Годичные кольца узкие, четко выраженные; переход от ранней древесины к поздней постепенный; поздняя древесина в 4—7 раз у́же ранней.

Трахеиды ранней древесины тонкостенные, в поперечном сечении 4—5-угольные; трахеиды поздней древесины толстостенные; в поперечном сечении сплющенные, со щелевидным просветом. На радиальных стенках трахеид ранней древесины поровость однорядная; в зоне первых слоев пор очень мало, в зоне средних слоев число пор возрастает, и в зоне переходных слоев поровость почти сплошная; на концах трахеид в зонах средних и переходных слоев поровость может быть дву- или трехрядной; в поздней древесине поры мелкие с узким отверстием, вытянутым по диагонали. На тангентальных стенках трахеид в зоне переходных слоев ранней древесины и в поздней древесине поровость однорядная, свободная; поры с перекрещивающимся отверстием.

Лучи высотой в 1—30 (чаще 2—6) слоев клеток, однорядные, иногда с двурядными участками высотой в 1—3 слоя клеток; горизонтальные стенки клеток луча толще тангентальных, гладкие или сбежистые. В зонах первых и средних слоев ранней древесины поры на полях перекреста глиптостробоидные, в краевых клетках по 2—4, в средних — 1—2 поры на поле перекреста, расположенные очередно или в одном горизонтальном ряду; в зоне первых слоев длинная ось отверстия поры параллельна горизонтальной стенке клеток луча, в зоне средних слоев поры расположены диагонально. В переходных слоях 1—2 таксодиоидные поры расположены диагонально. В поздней древесине — одна купрессоидная пора на поле перекреста, длинная ось отверстия поры перпендикулярна горизонтальной стенке клеток луча.

Древесинная паренхима встречается по всему годичному кольцу; поперечные стенки на радиальном срезе с одним узлом, на тангентальном — с 2—3 узлами; на радиальных стенках паренхимных клеток имеются мелкие полуокаймленные поры, на тангентальных стенках поры крупнее и в большем количестве.

Metasequoia glyptostroboides (рис. 4, *8*). Годичные кольца широкие, хорошо заметные; переход от ранней древесины к поздней постепенный; ранняя древесина гораздо шире поздней.

Трахеиды ранней древесины тонкостенные, в поперечном сечении многоугольные; трахеиды поздней древесины толстостенные, в поперечном сечении сплюснутые, со щелевидной полостью. На радиальных стенках трахеид в зоне первых слоев ранней древесины поры крупные, расположенные свободно, однорядно; в зоне средних слоев поровость в основном однорядная, на концах трахеид обычно двух-четырехрядная, сближенная, поры часто разделены длинными крассулами; в зоне переходных слоев и в поздней древесине поры мелкие и в меньшем количестве, расположены свободно, однорядно. На тангентальных стенках трахеид поры имеются только в поздней древесине.

Лучи однорядные, высотой в 1—23 (чаще 2—5) слои клеток. Горизонтальные стенки клеток толще тангентальных, сбежистые. В зоне первых слоев 1—2 глиптостробоидные поры на поле перекреста, расположенные в горизонтальном ряду или диагонально; в зоне средних слоев в краевых клетках 2—4 поры на поле перекреста, расположенные диагонально, в средних клетках 1—2 поры в горизонтальном ряду; в зоне переходных слоев 1—2, а в поздней древесине одна таксодиоидная пора на поле перекреста.

Древесинная паренхима скудная, встречается в поздней древесине; поперечные стенки клеток без узлов; на радиальных стенках имеются мелкие полуокаймленные поры.

Sequoia sempervirens (рис. 1, *6*, *9*; 2, *4*; 3, *5*, *9*; 4, *7*). Годичные кольца узкие, четко выраженные; переход от ранней древесины к поздней постепенный, граница перехода неровная; ранняя древесина шире поздней в 10—12 раз.

Трахеиды ранней древесины тонкостенные, в поперечном сечении многоугольные; трахеиды поздней древесины толстостенные, в поперечном сечении многоугольные, лишь последние 5—7 слоев трахеид сплющены в радиальном направлении. На радиальных стенках трахеид в зонах первых и переходных слоев ранней древесины поровость однорядная, свободная, на концах трахеид сближенная; в зоне средних слоев поровость однорядная, на концах трахеид двух-трехрядная, сближенная; в поздней древесине поровость свободная, однорядная, поры с перекрещивающимися отверстиями. На тангентальных стенках трахеид зоны переходных слоев имеются поры, в поздней древесине поры более мелкие, но в большем количестве.

Лучи однорядные и частично двурядные (двурядные участки высотой до 12 слоев клеток), высотой 1—18 (чаще 2—7) слоев клеток; горизонтальные стенки клеток равны по толщине тангентальным, гладкие. В зоне первых слоев 1—3 таксодиоидные поры на поле перекреста, расположены в горизонтальном ряду; в зоне средних слоев в краевых клетках 3—4 поры, расположенные диагонально, в средних — 1—3 в горизонтальном ряду или диагонально; в зоне переходных слоев и в поздней древесине 1—2 купрессоидные поры, если 2, то в вертикальном ряду.

Древесинная паренхима встречается в поздней древесине и в первых слоях ранней древесины; на тангентальном срезе на поперечных стенках клеток узелков нет, на радиальном срезе узелки имеются, но плохо выражены; на радиальных и тангентальных стенках клеток встречаются полуокаймленные поры.

Sequoiadendron giganteum (рис. 1, *1*, *8*; 2, *6*; 3, *8*; 4, *4—6*). Годичные кольца узкие, хорошо заметные; переход от ранней древесины к поздней ясно выражен, почти резкий; ранняя древесина в 2—3 раза шире поздней.

Трахеиды ранней древесины тонкостенные, в поперечном сечении многоугольные; поздней древесины — толстостенные, со щелевидным просветом. В зоне первых слоев ранней древесины на радиальных стенках трахеид поровость однорядная и двурядная, свободная; в зоне средних слоев поровость чаще двурядная, сближенная на концах трахеид, поры часто разделены длинными крассулами; в зоне переходных слоев поровость свободная, однорядная; в поздней древесине поровость свободная, однорядная, поры с уголковыми отверстиями. На тангентальных стенках трахеид в зоне переходных слоев и в поздней древесине имеются беспорядочно расположенные поры с уголковыми отверстиями.

Лучи высотой в 2—23 (чаще 2—10) слоя клеток, однорядные и частично двурядные на протяжении до 8 слоев клеток; горизонтальные стенки клеток толще тангентальных, сбежистые; индентуры выражены. В зоне первых слоев 2—4 глиптостробоидные поры на поле перекреста, расположенные в горизонтальном ряду; в зоне средних слоев в краевых клетках 3—6 беспорядочно разбросанных таксодиоидных пор, в средних клетках 1—4 таксодиоидные поры, расположенные в один или два горизонтальных ряда; в зоне переходных слоев 2 поры таксодиоидного типа в вертикальном ряду; в поздней древесине одна мелкая таксодиоидная пора на поле перекреста.

Древесинная паренхима встречается в поздней древесине и в первых слоях ранней; поперечные стенки клеток на тангентальном срезе гладкие, на радиальном срезе с одним узлом; на тангентальных стенках клеток имеются полуокаймленные поры.

Taiwania cryptomerioides (рис. 1, *3*, *7*; 3, *11*). Годичные кольца узкие, хорошо заметные; переход от ранней древесины к поздней постепенный, поздняя древесина шире ранней.

Трахеиды ранней и поздней древесины толстостенные; 3—4 слоя трахеид ранней древесины в поперечном сечении четырехугольные, затем постепенно переходят в трахеиды поздней древесины, округлые в поперечном сечении; последние 2—3 слоя трахеид имеют щелевидный просвет. На радиальных стенках трахеид в зоне первых слоев ранней древесины поровость свободная, однорядная; в зоне средних слоев поровость свободная, однорядная, на концах трахеид сближенная; в зоне переходных слоев и в поздней древесине поры мелкие с уголковыми или перекрещивающимися отверстиями, занимают всю ширину стенки трахеид; поровость свободная, однорядная; в поздней древесине наблюдается спиральная штриховатость. На тангентальных стенках трахеид поздней древесины много мелких пор; в зоне переходных слоев и в поздней древесине (редко в зонах первых и средних слоев) имеется спиральная штриховатость.

Лучи однорядные, высотой в 1—10 (чаще 3—6) слоев клеток; горизонтальные стенки клеток луча толще тангентальных, гладкие. На полях перекреста в зоне первых слоев ранней древесины 1—2 таксодиоидные поры, расположенные диагонально или в вертикальном ряду; в зоне средних слоев 1—3 купрессоидные поры, расположенные диагонально или в горизонтальном ряду; в зоне переходных слоев и в поздней древесине 1—2 купрессоидные поры в вертикальном ряду. Древесинная паренхима встречается в поздней древесине; поперечные стенки на радиальном и тангентальном срезах слегка изогнуты, без узлов; на тангентальных стенках встречаются мелкие полуокаймленные поры.

Taxodium distichum (рис. 1, *4*; 2, *2*; 3, *1*, *12*; 4, *3*). Годичные кольца широкие, четко выраженные; переход от ранней древесины к поздней постепенный; ранняя древесина в 10—12 раз шире поздней.

Трахеиды ранней и поздней древесины тонкостенные, в поперечном сечении 4—5-угольные, последние слои трахеид несколько сплющенные; межклетники не выражены. На радиальных стенках трахеид в зоне первых слоев ранней древесины поровость свободная, тяготеет к однорядной, на концах трахеид поровость сближенная, часто двурядная; в зоне средних слоев поровость однорядная, свободная, на концах трахеид сближенная, двух-трехрядная; в зоне переходных слоев и в поздней древесине поровость свободная, однорядная, число пор больше на концах трахеид. На тангентальных стенках трахеид поры имеются в зоне переходных слоев и в поздней древесине, поровость однорядная, свободная.

Лучи высотой в 2—30 (чаще 3—10) слоев клеток, однорядные или частично двурядные на протяжении в 1—2 слоя клеток, горизонтальные стенки клеток луча толще тангентальных, гладкие. В зоне первых слоев ранней древесины 2—4 таксодиоидные поры на поле перекреста, в горизонтальном ряду или диагонально; в зоне средних слоев 2—4 таксодиоидные поры в одном или двух горизонтальных рядах; в зоне переходных слоев 2—3 купрессоидные поры, диагонально или в двух горизонтальных рядах; в поздней древесине 1—2 купрессоидные поры в вертикальном ряду.

Древесинная паренхима встречается по всему годичному кольцу; поперечные стенки на радиальном срезе с одним узлом, на тангентальном срезе — 1—3 узла. На тангентальных стенках клеток встречаются полуокаймленные поры.

Taxodium mucronatum (рис. 1, *5*; 2, *1*; 3, *2*; 4, *1*, *2*). Годичные кольца широкие, четко выраженные; переход от ранней древесины к поздней постепенный; поздняя древесина из 3—7 слоев трахеид.

Трахеиды ранней и поздней древесины тонкостенные; в поперечном сечении от многоугольных до слегка сплющенных; межклетники выражены. На радиальных стенках трахеид в зоне первых слоев ранней древесины поровость одно-двурядная, свободная, встречаются крассулы; в зоне средних слоев поровость свободная, однорядная, иногда на концах трахеид двурядная и более сближенная; в зоне переходных слоев поровость свободная, однорядная, часто поры с уголковыми отверстиями; в поздней древесине поровость свободная, однорядная, поры с уголковыми отверстиями. На тангентальных стенках трахеид поры имеются только в поздней древесине.

Лучи высотой в 2—60 (чаще 3—10) слоев клеток, однорядные, иногда частично двурядные, с двурядными участками высотой до 6 слоев клеток; горизонтальные стенки клеток луча толще тангентальных, гладкие. На протяжении всего годичного кольца поры на полях перекреста купрессоидного типа; в зоне первых слоев ранней древесины 2—3 поры в горизонтальном ряду; в зоне средних слоев в средних клетках 1—3 поры на поле перекреста в горизонтальном ряду, в краевых клетках 3—5 пор, диагонально или в горизонтальном ряду; в зонах переходных слоев и поздней древесины 1—2 поры, расположенные в горизонтальном ряду.

Древесинная паренхима встречается по всему годичному кольцу. На поперечных стенках в радиальном сечении имеется один крупный узел, в тангентальном сечении — 1—2 узла. На радиальных стенках клеток имеются мелкие полуокаймленные поры.

Основные анатомические показател

Вид	Трахеиды															
	толщина стенок *R*				ширина просвета *R*				окаймленные поры *R*				окаймленные поры *T*			
	мкм															
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Athrotaxis cupressoides	2	3	4	4.5	35	30	20	10	15	14	10	3—8	—	—	—	4
Cryptomeria japonica	1.5	2.5	3.5	4.5	30	40	25	10	16	14	11	6—9	—	—	—	6
Cunninghamia lanceolata	3	3.5	4—5	6—8	65	55	40	20	23	18	14	8	—	—	9	8
Glyptostrobus pensilis	1.5	2.5	3.5	5—6	35	30	25	18	14	12	10	7	—	—	10	8
Metasequoia glyptostroboides	2.5	3	3.5	4.5	35	27	22	16	13	12	10	3—8	—	—	—	6
Sequoia sempervirens	1.5	2.5	3	4	40	50	35	22	22	19	16	10	15 (редко)	15	6—9	6—
Sequoiadendron giganteum	3.5	3.5	5	8	65	55	35	25	24	20	16	10	—	—	10	6—
Taiwania cryptomerioides	2	3	3.5	4	20	23	16	13	13	10	9	3—8	—	—	7	4
Taxodium distichum	1.5	3	3.5	4	40	30	25	20	15	13	10	4—8	—	—	9	6
Taxodium mucronatum	2.5	3	3.5	5—6	80	70	50	30	20	14	12	10	—	—	—	10

Примечание. Римскими цифрами обозначены зоны годичного кольца, *R* — радиальный срез, *T* —

Обсуждение результатов

Проведенные исследования позволили выявить некоторые закономерности проявления структурных особенностей основных элементов древесины — трахеид, лучей и тяжевой паренхимы — и определить их диагностическое значение.

Трахеиды. Поровость радиальных стенок трахеид в зоне первых слоев ранней древесины однорядная, реже двурядная (*Sequoiadendron giganteum*), поры расположены свободно, на большом расстоянии друг от друга. В зоне средних слоев число пор увеличивается, а их размеры обычно уменьшаются, поровость здесь может быть двух-трехрядная, поры часто сближены. В переходних слоях число и размер пор уменьшаются. В поздней древесине пор еще меньше, они расположены на большом расстоянии друг от друга, иногда поры могут быть сплюснуты в радиальном направлении. Для зоны первых слоев и поздней древесины характерно равномерное расположение пор; в зонах средних и переходных слоев поры располагаются у одних видов равномерно (*Athrotaxis cupressoides*, *Cunninghamia lanceolata*), у других сосредоточены в основном на концах трахеид (*Cryptomeria japonica*, *Taiwania cryptomerioides*), часто в средней части трахеиды поры расположены свободно в один ряд, а на концах сближенно в 2—3 ряда (*Metasequoia glyptostroboides*, *Sequoia sempervirens*, *Sequoiadendron giganteum*). В зоне средних слоев поры могут быть разделены крассулами, которые занимают всю ширину трахеиды (*Sequoia sempervirens*, *Sequoiadendron giganteum*). Трабекулы обычно приурочены к зонам средних и переходных слоев. Спиральная штриховатость была отмечена в зонах средних и переходных слоев и в поздней древесине у *Taiwania cryptomerioides*; часто к полосам штриховатости приурочены уголковые или перекрещивающиеся отверстия пор (см. таблицу).

В диагностике наличию пор на тангентальных стенках трахеид придается небольшое значение. Мы считаем, что этот признак необходимо учитывать, так как для одних родов (*Cryptomeria japonica*, *Metasequoia glyptostroboides*, *Taiwania cryptomerioides*, *Taxodium mucronatum*) характерно наличие пор, у других древесины представителей сем. *Taxodiaceae*

Лучи								Паренхима				
высота лучей (число клеток)	поры на поле перекреста				размеры клеток			размеры клеток			поры на стенках клеток	
	мкм											
	I	II	III	IV	длина *R*	высота *R*	ширина *T*	длина	ширина		*R*	*T*
									R	*T*		
1—14	10	8	7	6	160	18	11	250	20	20	3	—
1—24	10	6—9	6	2—5	190	16	14	300	20	12	—	—
1—20	10	9	6	5	270	28	20	300	23	40	6	6—8
1—20	10	8	6	5	120	18	20	280	15	35	3—5	6—10
1—23	7—9	6	5	3	150	16	18	280	16	30	5	—
1—18	13	10	6—7	3—6	220	16	18	250	14	28	6.6	10
2—23	10	13	8	5	250	25	20	400	20	35	7	10
1—10	9	8	6	4	140	20	16	180	20	25	—	3
2—30	10	7—9	6—9	6	200	18	16	230	13	20	—	6.6
2—60	7	8—9	7—8	6	280	23	16	200	28	40	2	—

тангентальный срез; тире — отсутствие признака.

(*Sequoia sempervirens*) поры встречаются по всему годичному кольцу, у третьих (*Cunninghamia lanceolata*, *Glyptostrobus pensilis*, *Taxodium distichum*) они отмечены в зоне переходных слоев и в поздней древесине. Необходимо учитывать число, размер и расположение пор на тангентальных стенках трахеид; так, у *Athrotaxis cupressoides* поры имеются в основном в поздней древесине, но они очень обильны и расположены беспорядочно (см. таблицу).

Лучи древесины представителей сем. *Taxodiaceae* можно отнести к простым, состоящим только из паренхимных клеток. Для некоторых древесин в литературе указано наличие лучевых трахеид в краевой зоне луча (Pierce, 1936; Чавчавадзе, 1979). Нами лучевые трахеиды обнаружены не были, но иногда наблюдалось значительное отличие краевых клеток луча от срединных. Лучи не содержат горизонтальных смоляных ходов, часто вместилищем смолы служат клетки лучевой паренхимы. У *Glyptostrobus pensilis*, например, практически все клетки луча в зоне средних слоев заполнены темноокрашенным содержимым. Некоторые роды характеризуются однорядными лучами, другие — однорядными и частично двурядными (двурядные участки высотой до 12 слоев клеток). В поперечном сечении клетки округлые, краевые округло-треугольные, в продольном сечении вытянутые. Некоторое диагностическое значение имеют частота лучей, высота лучей (в клетках или в микронах), размер лучевых клеток, наличие индентур (см. таблицу).

Из 5 типов пор на поле перекреста (купрессоидные, таксодиоидные, пицеоидные, пиноидные и оконцевые) были отмечены таксодиоидные и купрессоидные поры. Мы считаем обоснованным выделение специфических пор яйцевидной формы, с незначительным окаймлением на полях перекреста, отмеченных у *Glyptostrobus pensilis*, в глиптостробоидный тип. Древесина каждого вида характеризуется 2—3 типами пор на поле перекреста, которые можно наблюдать на протяжении одного годичного кольца. По ходу годичного кольца уменьшается размер пор, изменяются тип пор на поле перекреста, соотношение окаймления и отверстия, при этом размер отверстия поры уменьшается, а размер окаймления увеличивается. Длинная ось отверстия поры может быть расположена под углом, параллельно или перпендикулярно к горизонтальной стенке клеток луча.

Тяжевая паренхима древесин исследуемого семейства обычно обильная, диффузная. Роды отличаются по положению тяжевой паренхимы: по всему годичному кольцу (*Cunninghamia lanceolata*, *Glyptostrobus pensilis*, *Taxodium distichum*, *T. mucronatum*), только в поздней древесине (*Metasequoia glyptostroboides*, *Taiwania cryptomerioides*), в ранней древесине (*Athrotaxis cupressoides*), в поздней древесине и в первых слоях ранней (*Cryptomeria japonica*, *Sequoia sempervirens*, *Sequoiadendron giganteum*). Тяжи состоят из вытянутых (длина в 10—20 раз превышает ширину), округлых в поперечном сечении клеток. Паренхимные клетки, расположенные в поздней древесине, меньшего размера, чем в ранней древесине. Несомненное диагностическое значение имеют наличие и величина полуокаймленных пор на стенках клеток. Роды отличаются по характеру заполнения содержимым паренхимных клеток. Так, у *Sequoiadendron giganteum* клетки целиком заполнены содержимым, а у *Athrotaxis cupressoides* оно распадается на пузырьки. На радиальном срезе поперечные стенки клеток у разных видов почти не отличаются, они обычно сплошные, гладкие. На тангентальных срезах поперечные стенки разнообразнее — от гладких до многоузелковых. Некоторые виды характеризуются определенным типом строения поперечной стенки, но чаще этот признак варьирует.

Проведенные исследования дают возможность различать древесину родов сем. *Taxodiaceae* по следующим диагностическим признакам: соотношение ранней и поздней древесины; форма трахеид в поперечном сечении; расположение поперечных стенок клеток тяжевой паренхимы; тип поровости на стенках трахеид по зонам годичного кольца; тип, число и расположение пор на поле перекреста в разных зонах годичного кольца. Так как нами были исследованы только два вида одного рода, трудно говорить о признаках, отличающих *Taxodium distichum* от *T. mucronatum* как о видовых признаках.

Автор благодарен своим научным руководителям И. А. Шилкиной и В. К. Василевской, а также сотруднику музея БИН Е. С. Чавчавадзе, любезно предоставившей для нашего исследования образцы древесины.

ЛИТЕРАТУРА

Чавчавадзе Е. С. (1960). Поры на полях перекреста некоторых таксодиевых. ДАН СССР, 133, 5. — Чавчавадзе Е. С. (1979). Древесина хвойных. Л., Наука. — Яценко-Хмелевский А. А. (1954а). Древесины Кавказа, 1. Ереван, Изд. АН АрмССР. — Яценко-Хмелевский А. А. (1954б). Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л., Изд. АН СССР. — Gray R. L. (1973). Rays of *Sequoia*. Jawa Bul., 1. — Greguss P. (1972). Xylotomy of the living conifers. Budapest. Hayata B. (1907). On *Taiwania* and its affinity to other genera. Bot. Mag. Tokyo, 21. — Heynowich A. (1973). Anatomical studies on the development of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng wood. Acta Cos. Bot. Pol., 42, 3. — Jeffrey E. C. (1903). The comparative anatomy and phylogeny of the coniferales. Mem. Boston soc. nat. hist., 5, 10. — Kedves M. (1959). Morphologische Variationum der waagrechten Wand des Längsparenchyms im Holz von *Taxodium ascendens* Brongn. Acta biologica, 5, 3. — Pierce A. S. (1936). Anatomical irrelationship of the *Taxodiaceae*. Trop. woods, 46. — Schimakura M. (1934). Anatomy of the wood of *Taiwania*. Bot. Mag., 41, 608. — Tsonmis G. (1974). Anatomical characteristics of redwood (*Sequoia sempervirens*) of seed and sprout origin. Jawa Bul., 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 V 1981.

SUMMARY

The xylotomic study of wood was carried out in the representatives of the family *Taxodiaceae*. The wood of 10 species was studied and described. Microscopic characters of anatomical wood structure have been found to change along the annual ring. The latter is divided into 4 zones, which are characterized by a complex of characters. The change in the anatomical characters in the zones of the annual ring is described. A detailed method has been used for the description of wood according to variations in characters. Diagnostical characters, which allow to distinguish the wood of the genera of the family *Taxodiaceae*, have been established.

УДК 582.263 : 576.3

Т. В. Седова

СРАВНИТЕЛЬНО-ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ. IV. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИТОЗА У *ACTINASTRUM*

T. V. SEDOVA. A COMPARATIVE-CYTOLOGICAL STUDY ON UNICELLULAR GREEN ALGAE. IV. SOME PECULIARITIES OF MITOSIS IN *ACTINASTRUM*

Митоз у *Actinastrum* — типично эукариотного типа, хотя и имеет некоторые специфические особенности. Своеобразные черты ядерного деления выявлены и у других изученных к настоящему времени представителей этой группы организмов. Их сопоставление представляет несомненный интерес.

В качестве объекта цитологического исследования был выбран *Actinastrum hantzschii* Lagerh. (штамм 568-3 из коллекции водорослей лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР), который в отличие от ранее исследованных нами хлорококковых водорослей (Седова, 1969, 1972, 1980) является ценобиальным организмом сем. *Coelastraceae* (пор. *Chlorococcales*). Его вегетативные клетки имеют веретеновидную форму. В естественных условиях они обычно соединяются одним из своих концов друг с другом по 4—8, образуя клеточные группы, получившие название ценобиев. При выращивании на агаризованной питательной среде преобладают одиночные клетки. Подвижные стадии в жизненном цикле этой водоросли отсутствуют, и размножение осуществляется исключительно автоспорами.

Водоросли сем. *Coelastraceae* цитологически изучены слабо. Это, по-видимому, объясняется тем, что их клетки, помимо мелких размеров (10×4 мкм), имеют чрезвычайно плотные оболочки, препятствующие быстрому проникновению в них фиксатора и красителя. Последнее обстоятельство отрицательно сказывается на качестве препаратов. Сложение клеток в ценобии вносит дополнительные затруднения, так как клетки, накладываясь друг на друга, маскируют детали своей внутренней организации. Пока эти водоросли цитологически исследованы настолько слабо, что не представляется возможным составить даже самое общее представление об их митозе. В частности, для *Tetradesmus wisconsinensis* (Smith, 1913) имеется описание только интерфазного ядра, которое обычно располагается около пиреноида, ближе к внутренней стороне клетки ценобия или в центре ее. Детали ядерного деления из-за очень мелких размеров структур G. Smith проследить не удалось, но возникающие по окончании его двуядерные клетки встречались в препаратах довольно часто. Сестринские ядра обычно лежат на одной линии, параллельно длинной оси клетки. Затем следует деление цитоплазмы, но вокруг вновь образованных протопластов формирование оболочки начинается только после завершения всей серии ядерных делений в клетке.

К настоящему времени наиболее детально изученными оказались водоросли рода *Scenedesmus*. Установлено, что каждая клетка ценобия делится одновременно 2—3 раза, и в результате в каждой из них образуется новый ценобий, состоящий из 4—8 клеток. Первое цитологическое исследование сценедесмуса проведено G. Smith (1914). У всех изученных им видов (*S. acutus*, *S. quadricauda*, *S. obtusus*) интерфазное ядро имеет такие же или во всяком случае очень сходные расположение и строение, как и ядро у *Tetradesmus wisconsinensis*, однако митоз исследовать не удалось из-за отсутствия в препаратах картин ядерного деления, хотя двуядерные клетки встречались часто. По положению в них ядер допускается, что веретено первого ядерного деления располагается более или менее параллельно длинной оси клетки. На этом же основании предполагается, что веретено второго ядерного деления лежит перпендикулярно к ней, а при третьем, если оно наступает, ориентируется под углом приблизительно 45°, зато очень подробно описывается расположение перегородок после первого и последующих митозов.

Лишь сравнительно недавно (Sulek, 1975) наконец удалось детально изучить последовательные этапы ядерного деления у *Scenedesmus quadricauda*. Описание интерфазного ядра в основном соответствует таковому, данному ранее Smith, а именно оно характеризуется круглой, овальной или неправильной формой, обычно располагается в центре клетки, достигает размеров 1.2—3.0×1.8—5.0 мкм, содержит одно круглое или овальное ядрышко, занимающее центральное положение, хотя иногда оказывается несколько смещенным к периферии.

Столь же подробно мы исследовали митоз у *Actinastrum hantzschii*. Выращивание, фиксация и последующая обработка материала проводились в соответствии с методикой, которая уже была описана ранее (Седова, 1969).

На постоянных цитологических препаратах всех сроков фиксации преобладают одиночные клетки с интерфазными ядрами. Круглые по форме, с диаметром около 1 мкм, они располагаются либо в центре клетки, либо несколько смещаются к ее периферии и содержат, кроме единственного интенсивно окрашенного центрального ядрышка, еще и тонко диспергированный хроматин, скапливающийся преимущественно вдоль ядерной оболочки. Кроме того, в клетке очень четко виден пиреноид, который обычно лежит около ядра (см. рисунок, *1*).

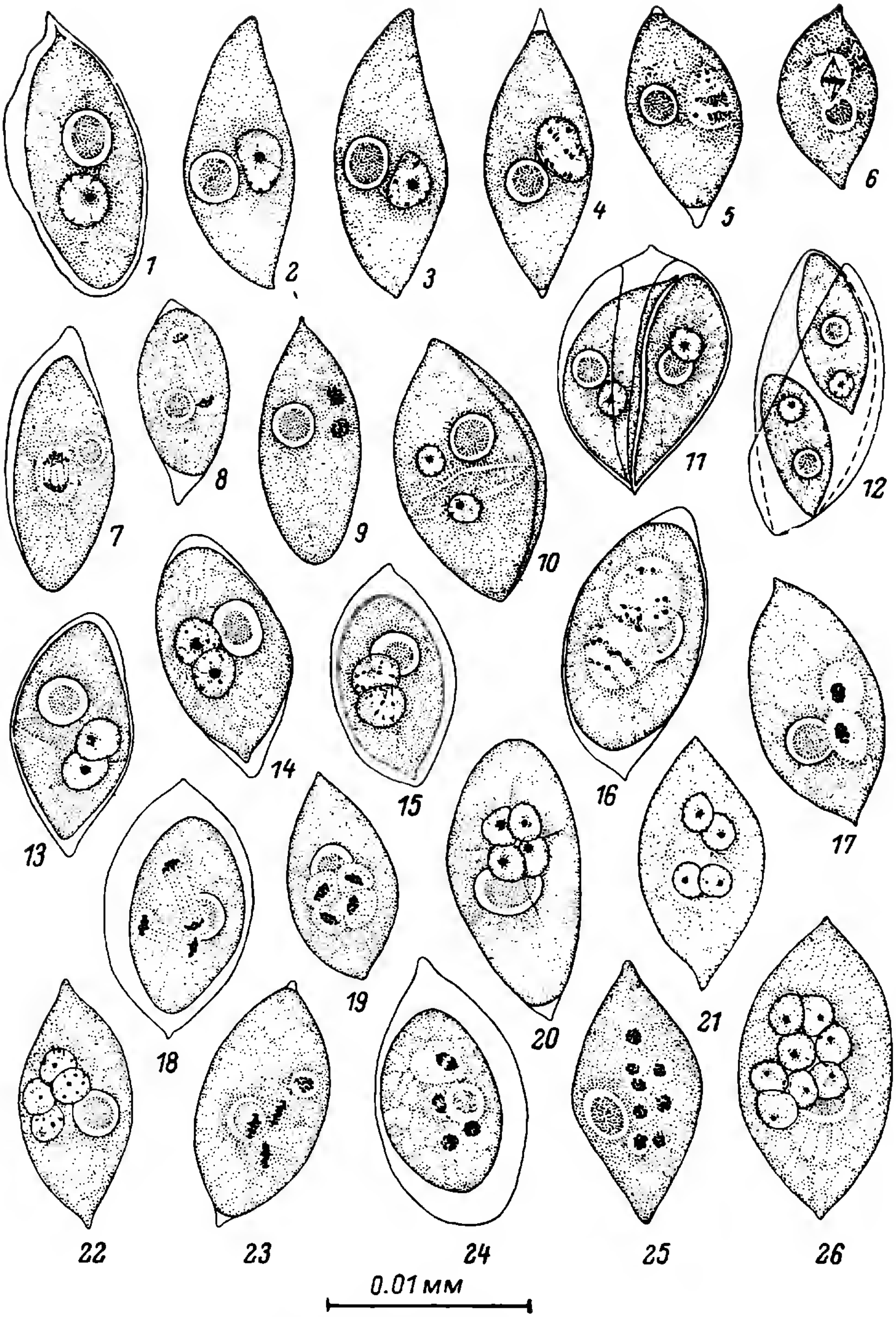
При переходе к делению ядро становится неправильным по форме. Одновременно в нем начинает конденсироваться хроматин, что приводит к появлению сначала нежной сетчатой структуры, а затем и небольших хроматиновых гранул (*2*, *3*). В этот период размеры ядра и ядрышка почти не увеличиваются по сравнению с интерфазными. На более поздних этапах профазы происходит пространственное перераспределение хроматиновых глыбок, которые рассредотачиваются по всему пространству ядра, нередко выстраиваясь правильными рядами, и среди них ядрышко уже нельзя различить (*4*). Возможно, оно к этому времени растворяется и исчезает. В поздней профазе или прометафазе ядро теряет присущие ему четкие контуры и появляются довольно обособленные друг от друга хромосомы, лежащие в более светлой по сравнению с окружающей цитоплазмой зоне (*5*). Эта зона с хорошо обозначенной границей сохраняется вплоть до телофазы. Уже для прометафазы характерно расположение хромосом в виде типичной экваториальной пластинки. В числе около 10, мелкие, точкообразные, лишенные морфологической индивидуальности, они достигают к данному моменту почти максимальной степени спирализации.

Метафазе присущи четкая фигура веретена, которая ориентируется параллельно длинной оси клетки, и очень компактное расположение хромосом (*6*), что наряду с их мелкими размерами делает эту фазу митоза мало пригодной для подсчета их числа.

В анафазе начинается перемещение хромосом на полюса. Этот процесс сопровождается постепенной деспирализацией хромосом. Они образуют плотные компактные массы хроматина, между которыми длительное время сохраняются нити веретена (*7*, *8*).

Далеко разошедшиеся в анафазе группы дочерних хромосом в телофазе сближаются. В этот период начинают обозначаться контуры будущих дочерних ядер; они представляют собой компактные, интенсивно окрашенные образования, в которых невозможно различить какие-либо детали строения (*9*). Завершение процесса деспирализации хромосом и реконструкции ядрышка проследить не удалось.

В результате первого митотического деления образуется два дочерних ядра (*10*), которые отличаются от интерфазного материнского только более мелкими размерами. В дальнейшем их судьба может сложиться двояко. Если вслед за митозом наступает цитокинез, то возникают две дочерние клетки (*11*,



Стадии митотического ядерного деления *Actinastrum hantzschii*.

12), отличающиеся от родительской лишь более мелкими размерами. Со временем они покидают ее, давая начало новой клеточной генерации. Их рост завершается уже после выхода за пределы оболочки родительской клетки. Если митоз не сопровождается цитокинезом, то ядра начинают готовиться к следующему делению. Обычно этому предшествует период роста (*13*), в результате которого они практически достигают размеров родительского ядра. Далее все происходит так же, как при первом делении, и в обоих ядрах строго синхронно, т. е. начинается конденсация хроматина, приводящая к появлению в ядре сетчатой структуры и мелких хроматиновых гранул (*14*), которые постепенно упорядочиваются в расположении (*15*) и, как правило, среди них ядрышка обнаружить не удается.

В поздней профазе, или прометафазе (*16*), конденсация хроматина достигает своего максимума и число хроматиновых гранул в ядре соответствует числу хромосом. К этому времени ядерная оболочка, очевидно, растворяется и хромосомы располагаются в светлой зоне так, что эта стадия митоза у *A. hantzschii* оказывается наиболее удобной для подсчета их числа. Обе пластинки содержат приблизительно по 10 мелких, точкообразных, лишенных морфологической дифференциации хромосом.

Метафазы этой водоросли характеризуются настолько плотным расположением хромосом (*17*), что для подсчета их числа оказываются непригодными. Плоскости деления дочерних ядер у подавляющего большинства просмотренных на этой фазе митоза клеток лежат параллельно или под углом по отношению друг к другу.

В анафазе (*18*) хромосомы расходятся далеко на полюса в виде чрезвычайно компактных групп.

После реконструкции оболочки, которая наступает в телофазе, дочерние ядра уже лежат тесно прижатые друг к другу (*19*), но в них еще не завершился процесс деспирализации хромосом и отсутствует четко дифференцированное ядрышко. Более позднее состояние этой стадии митоза обнаружить не удалось. Очевидно, оно идет очень быстро и поэтому редко встречается в препаратах, где преобладающими оказываются клетки с интерфазными ядрами (*20*, *21*). Далее в одних случаях происходит заложение клеточных перегородок. Оно начинается между ядрами (*20*), и в результате цитокинеза образуются 4 автоспоры, идентичные по форме взрослому организму, но по размеру они значительно более мелкие. В других случаях (*21*) за вторым митотическим делением сразу следует третье, которое характеризуется изменениями, аналогичными уже отмеченным для первых двух (*22—25*). Оно приводит к образованию 8 ядер (*26*). Пиреноид как четкая структура присутствует в клетке на протяжении всего жизненного цикла. После цитокинеза образуются 8 автоспор.

Таким образом, у *A. hantzschii* митоз идет по классическому типу, но имеет некоторые специфические особенности. В частности, в его интерфазном ядре, как впрочем и у представителей родов *Tetradesmus* (Smith, 1913) и *Scenedesmus* (Smith, 1914), хроматин находится в сильно диспергированном состоянии и концентрируется преимущественно вдоль оболочки, хотя у последнего в этой области иногда появляется несколько хроматиновых гранул. Электронномикроскопическое изучение *Scenedesmus obtusiusculus* (Nilshammar, Walles, 1974) показало, что хроматин действительно, как правило, располагается вдоль ядерной оболочки и отсутствует лишь около пор.

У *Actinastrum hantzschii* вступление в профазу сопровождается очень характерными для этой фазы митоза изменениями в структуре ядра, приводящими к появлению хромосом, что полностью согласуется с наблюдениями J. Sulek (1975), полученными при изучении *Scenedesmus quadricauda*. Однако у *A. hantzschii* не происходит столь типичного для этой стадии увеличения размера ядра и ядрышка, хотя первое и теряет характерную круглую форму. Средней профазе присуща упорядоченность хроматина более или менее правильными рядами.

Судьба ядрышка остается неясной, но, по-видимому, оно растворяется в течение профазы. В поздней профазе его обнаружить уже не представляется возможным. Как показало ультраструктурное изучение *Scenedesmus obtusiusculus* (Nilshammar, Walles, 1974), в профазе формируется большое число мелких, неправильной формы хроматиновых агрегатов, а ядрышко разрушается и его рибосомы рассеиваются по нуклеоплазме. Ядерная же оболочка в течение всего митоза остается интактной и только на полюсах частично растворяется, за счет чего образуются полярные отверстия. Точно так же ведет себя ядерная оболочка у одного из видов рода *Coelastrum* (Marchant, 1977) — другого представителя сем. *Coelastraceae*.

Примечательной особенностью митоза *A. hantzschii* следует признать появление в поздней профазе — прометафазе — четко отграниченной от окружающей цитоплазмы, правильной по форме светлой зоны, в которой располагаются более или менее в одной плоскости почти полностью спирализованные достаточно обособленные друг от друга хромосомы. Именно это делает профазу наиболее удобной стадией митоза для подсчета их числа. Такая же светлая область, но несколько позже, в метафазе, и при другой обработке материала обнаружена вокруг хромосом и у *Scenedesmus quadricauda* (Sulek, 1975), но тем не менее подсчет числа хромосом проводился все же в профазе. Сопоставление данных световой и электронной микроскопии позволяет предположить, что четкие контуры светлой зоны обусловлены интактностью ядерной оболочки во время митоза, что, очевидно, свойственно многим целастровым водорослям.

Кариотип немногих изученных представителей сем. *Coelastraceae* характеризуется сравнительно небольшим числом мелких, точкообразных хромосом. В пределах рода *Coelastrum* в зависимости от вида оно равно 4, 6 или 7 (Chan, 1974), у *Scenedesmus quadricauda* — 11—12 (Sulek, 1975), у *Actinastrum hantzschii*, согласно нашему подсчету, — приблизительно 10.

Метафаза *Actinastrum hantzschii* отличается компактным расположением хромосом, делающим эту фазу митоза непригодной для подсчета их числа. В этот период появляется и очень четкая ахроматиновая фигура веретена, нити которого сохраняются вплоть до поздней анафазы, когда хромосомы максимально удаляются на его полюса. Очень сходный вид имеет метафаза у *Scenedesmus quadricauda* (Sulek, 1975), хотя фигуру веретена обнаружить не удалось, что, вероятно, обусловлено спецификой цитологической обработки материала. Действительно, электронномикроскопическое изучение не только представителей рода *Scenedesmus* (Nilshammar, Walles, 1974; Pickett-Heaps, Staehelin, 1975), но и *Coelastrum* (Marchant, 1977) показало, что у них в метафазе формируется типичное веретено, на полюсах которого располагаются центриоли. Более того, у водорослей из рода *Coelastrum* были выявлены четкие кинетохоры, к которым прикрепляются хромосомные микротрубочки веретека.

Из всех фаз митоза наиболее многочисленными у *Actinastrum hantzschii*, а следовательно, и более продолжительными являются профазы. Реже встречаются метафазы и анафазы и крайне редко — телофазы, причем метафазы и особенно телофазы первого ядерного деления проходят быстрее, чем аналогичные фазы последующих делений, поэтому совсем неслучайно телофаза оказалась одной из наиболее слабо изученных стадий митоза.

У *A. hantzschii*, как и у ранее исследованных нами хлорококковых водорослей, следует различать непродолжительные автосинтетические интерфазы, которые входят в состав серии из двух, иногда трех следующих друг за другом митозов. Их число, очевидно, определяется тем количеством ДНК, которое синтезируется в предшествующей им продолжительной гетеросинтетической интерфазе и которое, по-видимому, определяет общее число автоспор, возникающих в той или иной материнской клетке, причем дочерние ядра не приступают к последующему делению до тех пор, пока не достигнут диаметра, приблизительно равного диаметру материнского ядра. Это наглядно видно после второго и особенно третьего ядерных делений. В то же время характерное предпрофазное увеличение размера ядра отсутствует.

Появление многоядерных клеток, связанное с последовательным делением исходного материнского ядра, — черта, присущая не только водорослям рода *Actinastrum*, но и другим представителям пор. *Chlorococcales*. Это состояние обычно предшествует делению цитоплазмы, приводящему к образованию одноядерных дочерних клеток. Картины, свидетельствующие о заложении клеточных перегородок, у исследованной нами водоросли появляются очень поздно в телофазе, что, вероятно, находится в прямой зависимости от продолжительного сохранения веретена во время митоза. Поскольку клеточное деление наступает только после завершения всей серии митозов в клетке, то по своему типу является одновременным.

Электронномикроскопическое изучение цитокинеза у водорослей родов *Scenedesmus* (Nilshammar, Walles, 1974) и *Coelastrum* (Marchant, 1977) показало, что уже после первого митотического деления обычно начинается заложение клеточной пластинки. Оно сопровождается появлением в центральной части клетки многочисленных пузырьков и микротрубочек фикопласта, которые проходят между ядрами и направляются на периферию клетки. Формирование же ее завершается, как правило, позже, когда в клетке полностью заканчивается митотическая деятельность. В конце концов протопласт родительской клетки оказывается рассеченным на конические или пирамидальные одноядерные фрагменты, которые впоследствии округляются. Появление клеточной оболочки происходит одновременно вокруг всех дочерних протопластов. Пиреноид в процессе митоза исходной материнской клетки постепенно исчезает, и образуется de novo в каждой вновь возникшей дочерней клетке. Возможно, именно так ведет себя эта структура и у представителей рода *Actinastrum*, поскольку в восьмиядерной клетке отчетливо видно (см. рисунок, *26*), что его центральная часть слабо окрашивается, а крахмальное кольцо оказывается значительно более тонким, чем было прежде, т. е. налицо все признаки исчезновения этой структуры. По-видимому, скорость данного процесса у водорослей оказывается очень различной, иногда весьма существенно.

Анализ митоза у *Actinastrum hantzschii* выявил следующие особенности: 1) отсутствие столь типичного для профазы увеличения размера ядра и ядрышка; 2) появление в поздней профазе — прометафазе — четко отграниченной светлой зоны, в которой располагаются мелкие, точкообразные хромосомы в количестве около 10; 3) компактное расположение хромосом в метафазе, делающее эту фазу митоза мало пригодной для подсчета их числа; 4) продолжительное сохранение фигуры веретена; 5) синхронность митозов в многоядерных клетках и параллельное или почти параллельное по отношению друг к другу расположение фигур веретена; 6) заложение перегородок в поздней телофазе.

ЛИТЕРАТУРА

Седова Т. В. (1969). Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. I. Некоторые особенности митоза у *Oocystis*. Бот. ж., **54, 12**. — Седова Т. В. (1972). Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. II. Некоторые особенности митоза у *Palmellococcus*. Бот. ж., 57, 1. — Седова Т. В. (1980). Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. III. Некоторые особенности митоза у *Chlorococcum*. Бот. ж., 65, 1. — Chan K.-Y. (1974). Comparative nuclear cytology of *Coelastrum*. Canad. J. Bot., 52, 11. — Marchant H. J. (1977). Cell division and colony formation in the green alga *Coelastrum* (*Chlorococcales*). J. Phycol., 13, 2. — Nilshammar M., Walles B. (1974). Electron microscope studies on cell differentiation in synchronized cultures of the green alga *Scenedesmus*. Protoplasma, 79, 3—4. — Pickett-Heaps J. D., Staehelin L. A. (1975). The ultrastructure of *Scenedesmus* (*Chlorophyceae*). II. Cell division and colony formation. J. Phycol., 11, 2. — Smith G. M. (1913). *Tetradesmus*, a new four celled coenobic algae. Bul. Torrey Bot. Club, 40, 2. — Smith G. M. (1914). The cell structure and colony formation in *Scenedesmus*. Arch. Protistenkd., 32, 3. — Sulek J. (1975). Nuclear division in *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. Arch. Hydrobiol., Suppl. 46, Algological Studies, 12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 II 1981.

SUMMARY

Cell division of the coenobic green algae *Actinastrum hantzschii* (st. 568-3, Culture collection of algae, USSR Academy of Sciences Komarov Botanical Institute) was studied with the light microscope. The mitosis follows the normal pattern. The interphase nuclei are spherical, about 1 μm in diameter. Each nucleus contains a single compact nucleolus. The onset of mitosis is not marked by increased nuclear dimension. A clear unstainable zone appears during the prophase. Approximately 10 dot-like chromosomes become apparent in this zone of the late prophase. The nucleolus disperses before the metaphase. The chromosomes aggregate close to one another at the metaphase. The nucleus division follows on the plane, parallel to the longitudinal cell axis. The second nuclear division planes are parallel, or they are inclined to one another. The daughter nuclei enlarged very considerably as nucleoli reappeared. Each cell is initially uninucleate and becomes multinucleate by a series of sinchronized mitotic divisions. The entire series of the nuclear divisions and the cell wall formation take place before the occurrence of autospores.

ТОМ 67 *БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ* *1982, № 7*

УДК 581.4 : 582.542.1

Н. Г. Рытова

СПОСОБ ЗАЛОЖЕНИЯ БОКОВОЙ ПОЧКИ У ЗЛАКОВ (*POACEAE*) И ПРИРОДА ПРЕДЛИСТА И ЕГО МЕЖДОУЗЛИЯ (ДВУОСНЫЙ МЕТАМЕР КАК СТРУКТУРНАЯ ЕДИНИЦА ТЕЛА РАСТЕНИЯ У ЗЛАКОВ)

N. G. RYTOVA. THE PATTERN OF LATERAL BUD INITIATION IN GRASSES (*POACEAE*) AND THE NATURE OF THE PROPHYLL AND ITS INTERNODE (BRANCHED METAMER AS A STRUCTURE UNIT OF PLANT BODY IN GRASSES)

Сравнительно-морфологическим и морфометрическим методами заново исследован способ заложения боковой почки у злаков. Установлено, что «меристематический бугорок» в «пазухе» растущего листа не является конусом нарастания будущего бокового побега, как это принято считать (Эзау, 1980, и др.). «Меристематический бугорок» возникает как относительно широкий вырост поверхностного слоя клеток на формирующемся метамере растения. Этот вырост рассматривается как зачаток ветви метамера. На абаксиальной стороне относительно крупного зачатка ветви метамера образуется поперечная бороздка, которая быстро развивается в кольцевую, расчленяя зачаток ветви на верхушечную меристему нового побега и примордий «предлиста», который является, следовательно, производным метамера материнского побега. На этом основании метамер побега у злаков рассматривается как разветвленное, двуосное образование. Одна ветвь зрелого метамера завершается листом, а серия их образует побег. Эта ветвь названа вегетативной. Вторая ветвь метамера несет погруженный в нее новый апекс и названа воспроизводящей.

«Предлист» является полой верхней частью воспроизводящей ветви метамера, а «междоузлие» «предлиста» — нижней частью. Разветвленный метамер трактуется как двуосный спорофит. Обсуждается гомология зародыша семени и взрослого двуосного спорофита. Тело растения у злаков рассматривается как колония двуосных спорофитов.

В современных руководствах по анатомии и морфологии растений пазушная меристема трактуется как апикальная меристема будущего бокового побега, на которой возникают листовые примордии, начиная с предлистьев: «Когда формируется почка, в клеточных слоях пазухи листа происходят периклинальные и антиклинальные деления, почечная меристема приподнимается и образуется апикальная меристема почки. . . Если пазушная почка не является покоящейся, за ее ростом вверх следует закладка листовых примордиев, начиная с профиллов» (Эзау, 1980 : 298).

Для злаков на основании работ ряда авторов (Rösler, 1928; Hsü, 1944; Sharman, 1945, 1947; Pankow, Guttenberg, 1959) принят такой же ход развития боковой почки: «боковой конус нарастания в виде бугорка меристемы впервые обнаруживается в пазухе только что развернувшегося листа. . . на нем начинанают формироваться зачатки предлиста и последующих листьев» (Серебрякова, 1971 : 111—112).

Между тем многолетние исследования морфогенеза злаков (Рытова, 1971, 1976) привели меня к убеждению, что «меристематический бугорок» в пазухе листа претерпевает сложное развитие, связанное с образованием новой апикальной меристемы и примордия предлиста. Было предпринято специальное сравнительно-морфологическое и морфометрическое изучение верхушек побегов у ряда злаков с целью подробного описания заложения и развития боковых почек. В ходе работы пришлось столкнуться прежде всего с терминологическими трудностями, так как необходимо было особенно точно обозначить место возникновения «меристематического бугорка» и показать его последовательные преобразования. Термины, применяемые в описательной морфологии растений для обозначения развитых органов и их положения на растении, оказались недостаточно точными, когда их приходилось употреблять для обозначения развивающихся зачатков и их местоположения у злаков. Например, принято считать, что боковая почка закладывается в пазухе растущего листа в виде «бугорка меристемы». «Пазухой» называют верхний угол между листом и стеблем (Эзау, 1980 : 521), что вполне точно отражает положение почки на развитом побеге. Если применить понятие «пазуха» листа к верхушке побега, т. е. к начальным этапам формирования органов побега, то обнаружим, что в момент появления «меристематического бугорка» в «пазухе» растущего листа последняя образована, с одной стороны, этим листом, а с другой — не стеблем, которого у злаков в этот момент еще нет, а основанием вышележащего еще очень маленького листа[1] длиной всего около 1 мм, который в виде колпачка прикрывает конус нарастания материнского побега («колпачковый» лист — по терминологии некоторых авторов). «Меристематический бугорок» появляется на поверхности основания «колпачкового» листа сразу под местом соединения его краев. Если пользоваться терминами описательной морфологии растений для изложения этого явления, то придется сказать, что «пазушная» почка закладывается на вышележащем листе, а не в «пазухе» кроющего листа. С последним заключением трудно согласиться, так как положение почки на развитом побеге обычно пазушное. Возникает вопрос, как преодолеть это противоречие?

Следующий пример возникших трудностей относится к фактической стороне дела. При попытке уточнить, по данным разных авторов, в каких именно гистологических слоях конуса нарастания побега закладываются боковые почки у злаков, выяснилось, что по этому поводу существуют противоречивые мнения. Одни авторы считают, что зачаток почки является производным одной или нескольких клеток корпуса, эти клетки очень рано начинают делиться и образуют «внутренний бугорок». «Внутренний бугорок» разрастается и выпячивается наружу, оказываясь как бы «окоренным» тканями «колпачкового» листа (Rösler, 1928; Hsü, 1944; Sharman, 1945, 1947; Серебрякова, 1971 : 59). Именно это описание хода заложения боковой почки у злаков в настоящее время и принято в упоминавшихся выше руководствах (см. также: Эсау, 1969).

По мнению других анатомов, зачаток почки возникает как вырост поверхностного слоя клеток. Так, по А. Де-Бари (1877 : 10), «заложение нормальных боковых разветвлений стебля, листьев и боковых побегов начинается в виде отростков поверхности ниже верхушки вследствие возрастания некоторых определенных, ничем особенно не отличающихся групп клеток первоткани, служащих инициалями для отростков. В заложении отростков участвуют дерматоген и периблема, возрастание и деление которых происходит в одинаковой мере. Слой плерома производящего побега не принимает вовсе участия в заложении разветвлений. Распадение первоткани на периблему и плером в заложенных разветвлениях происходит лишь спустя некоторое время. Следовательно, слои эти получают свое начало из одной общей инициальной группы, принадлежащей периблеме производящего побега». Эта точка зрения была в свое время общепризнанной (Любименко, 1923, и др.), хотя надо отметить, что в старых учебниках по анатомии растений ветвление фактически не рассматривалось. Строение тела растения излагали согласно классической схеме: корень, стебель, лист. Так, во «Введении в анатомию растений» А. Дж. Имс и Л. Г. Мак Даниэлс (1935) в главе «Стебель» ограничиваются кратким указанием на то, что «боковые стебли нормально возникают путем развития новых верхушечных меристем по бокам конечной меристемы материнского стебля» (с. 218).

Относительно недавно H. Pankow и H. Guttenberg (1959) вновь исследовали заложение боковых почек у злаков и в противоположность B. Sharman (1945, 1947) пришли к выводу, что «пазушная меристема» происходит из самых наружных слоев клеток конуса нарастания побега (см. также: Серебрякова, 1971 : 59), т. е. по существу подтвердили приведенное выше описание Де-Бари.

---

[1] Термин «узел», принятый в описательной морфологии растений для обозначения места на стебле, к которому прикрепляется лист (или листья) у развитого побега, с моей точки зрения, недостаточно точен, когда речь идет о листовом зачатке и оси зачаточного побега. Термин «основание листового зачатка» более точен в данном случае в силу своей меньшей определенности.

Таким образом, в настоящее время не ясно, в наружных или внутренних слоях конуса нарастания побега (как бы их не называли) возникает «меристематический бугорок», дающий начало боковой почке у злаков.

Далее, «меристематический бугорок» в «пазухе» растущего листа, возникший, по одним данным, из внутренних слоев конуса нарастания материнского побега, т. е. из клеток корпуса, а по другим данным, из наружных слоев, т. е. из клеток туники, принято считать конусом нарастания бокового побега, на котором закладываются листовые зачатки, начиная с предлиста. В этом отношении все известные мне авторы единодушны, хотя не исключено, что были и другие мнения. Однако, согласно нашим данным, которые будут обсуждаться ниже, «меристематический бугорок» в «пазухе» растущего листа не является конусом нарастания бокового побега.

Прямое отношение к заложению боковых почек у злаков и других однодольных имеет, с моей точки зрения, характерное первое образование их боковых побегов, так называемый предлист, или профилл. Двукилеватый предлист расположен обычно адаксиально, между боковым и материнским побегами, на основании как вегетативных, так и (часто) репродуктивных побегов. Данные о «природе» предлиста не менее противоречивы. Как известно, этот термин был предложен в начале XIX в., когда была высказана идея о возникновении единственного адаксиального двукилеватого предлиста однодольных путем срастания двух предлистьев двудольных (Turpin, 1819, цит. по: Blaser, 1944). H. Blaser, критически проанализировавший более 150 работ, посвященных обсуждению строения и расположения предлиста у однодольных, пришел к выводу, что нет достаточных оснований считать его специализированным органом. Предлист, по Blaser, просто лист, а его двукилеватое строение объясняется сильным сжатием во время формирования. Этот взгляд на предлист поддерживает в своих обзорах по анатомии и морфологии однодольных P. Tomlinson (1970, 1973), подчеркивая, однако, что должно быть исследовано развитие первого листа. С последним мнением P. Tomlinson нельзя не согласиться, ибо в упоминавшихся обзорах нет ссылок на работы, в которых были бы данные о способе заложения предлиста, а по существу — о первых этапах развития боковой почки. Видимо, гипноз термина «предлист» распространился и на представления о способе его заложения, вызвав уверенность в том, что «первый лист» образуется так же, как и последующие, путем вычленения листового бугорка на верхушечной меристеме бокового побега, которая в свою очередь возникает как выпячивание меристематического «внутреннего бугорка».

Таким образом, стройная и ясная картина заложения боковой почки, приведенная в начале статьи, и в частности для злаков, при тщательном рассмотрении потеряла свою ясность. Возникли вопросы: где закладывается зачаток почки: в «пазухе» кроющего листа или на основании вышележащего? Из каких гистологических слоев конуса нарастания, корпуса или туники возникает этот зачаток? И главное зачаток какого органа появляется? Если это не конус нарастания бокового побега, то что же это? Каким образом закладывается так называемый предлист, т. е. какова его природа?

Понятия и термины

В работе используются следующие общепринятые в настоящее время понятия и термины: апекс (конус нарастания побега), апикальная меристема, листовой бугорок, примордий (зачаток) листа, лист, побег, боковая почка, предлист, или профилл, метамер побега (повторяющийся членик побега), корень.

Терминологические трудности, о которых говорилось выше, не ограничились уточнением понятия «пазуха» листа. Рассмотрим здесь некоторые из них. Термины «апекс» и «апикальная меристема побега» употребляются в соответствии с толкованием их в словаре терминов «Анатомии семенных растений» К. Эзау (1980 : 504): «апекс — верхушка побега. . ., содержащая апикальную меристему». Как известно, на апексе закладываются «листовые бугорки». По определению того же автора, «листовой бугорок — это латеральный вырост ниже апикальной меристемы, представляющий собой начальную стадию развития листового примордия» (с. 516). Относительно злаков известно, что «периодически вычленяющиеся на конусе нарастания листовые примордии вместе со своими „инсерционными дисками“, т. е. соответствующими участками оси конуса, представляют собой единицы роста, фитомеры, за счет самостоятельного роста которых в последующем осуществляется „суставчатый“. . . рост побега» (Серебрякова, 1971 : 106). Эти на первый взгляд правильные представления заключают в себе, с моей точки зрения, неточность, связанную с уже упоминавшейся классической концепцией, согласно которой лист является одним из трех основных органов растения наряду со стеблем и корнем: если есть лист, то должен быть и зачаток листа и им является латеральный вырост, образующийся ниже апикальной меристемы побега.

Если рассматривать побег злака как образование членистое, где метамер является не только единицей роста, но и структурной единицей более высокого порядка, чем одна из составляющих его частей — лист, то можно рассуждать следующим образом. Из меристемы, которая вычленяется на конусе нарастания за один пластохрон, в ходе дальнейшего ее развития возникают зачатки органов, которые после завершения роста образуют членик, или метамер, побега. Следовательно, «латеральный вырост ниже апикальной меристемы» может рассматриваться как начальная стадия развития метамера побега в целом. В данном случае более общее понятие — зачаток метамера — является более точным. При таком толковании «листового бугорка» и «листового примордия» не возникает разбиравшееся выше затруднение относительно места заложения «меристематического бугорка» в «пазухе» растущего листа: он закладывается на развивающемся метамере побега, а не на листовом зачатке. Поэтому-то образование, которое принято называть «листовым бугорком», «примордием листа» или «листовым зачатком», мы будем в дальнейшем называть зачатком метамера (подразумевая и «диск его инсерции») и рассматривать ход развития этого зачатка как формирование метамера побега. Термином «лист» будем называть «листовой зачаток» с того времени, когда он переходит к интенсивному интеркалярному росту.

Таким образом, уточнение понятий и терминов позволяет сделать следующее заключение: «меристематический бугорок» в «пазухе» растущего листа, или «пазушная меристема», является выростом развивающегося метамера и может трактоваться как зачаток ветви метамера, а сам метамер — как сложное, разветвленное образование. Сравнительно-морфологическому и морфометрическому доказательству этого предварительного вывода и посвящена статья. Сделанное выше уточнение понятий позволяет ввести новые термины, которые будут использованы в дальнейшем изложении: зачаток ветви метамера — для обозначения «меристематического бугорка» в «пазухе» растущего листа и развивающаяся ветвь метамера — для обозначения более поздних этапов формирования «боковой почки». Термины «боковая почка», «предлист», «междоузлие предлиста» будут употребляться в кавычках вместо фраз «то, что называют предлистом», или «так называемая боковая почка» и т. д. с тем, чтобы сразу оттенить развиваемые в статье представления о природе, т. е. о способе возникновения в онтогенезе этих частей растения.

Анализ некоторых понятий и терминов описательной морфологии растений в их приложении к морфогенезу растений показывает, что «привычная, но устаревшая терминология часто служит большим препятствием к прогрессу науки, мешая овладевать новым материалом, искажая самый смысл новых фактов, которых не может со всей полнотой и точностью выразить» (Тахтаджян, 1972 : 218).

Материалы и методы

Материалом для изучения морфогенеза «боковых почек» послужили побеги разного возраста ряда однолетних и многолетних злаков. В статье приведены данные для *Festuca pratensis* и *Triticum aestivum*.

Микрографирование верхушек побегов и «боковых почек» выполнено в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР на микроскопе ISM-35C. Верхушки побегов, фиксированные в смеси спирта, формалина и уксусной кис-

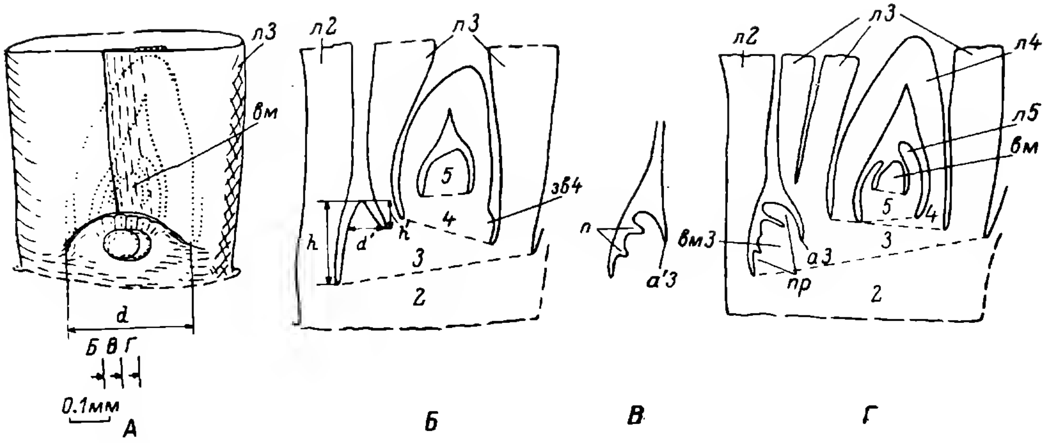


Рис. 1. Зачаток ветви 3-го метамера главного побега *Festuca pratensis* при вычленении на нем нового апекса: общий вид (*А*) и продольные срезы, параллельные плоскости симметрии главного побега.

Б—Г — 6-й, 8-й и 11-й срезы зачатка ветви метамера из 20 срезов, на которых он виден; *2—5* — формирующиеся метамеры главного побега; *л2*, *л3* — растущие листья 2-го и 3-го метамеров; *л4* — молодой лист 4-го метамера, в виде колпачка, закрывающий конус нарастания побега; *вм* — верхушечная меристема с бугорком — зачатком 6-го метамера; *вм3* — новая верхушечная меристема на ветви 3-го метамера и с зачатком 1-го метамера; *п* — полость в теле зачатка ветви метамера; *пр* — примордий «предлиста»; *зв4* — зачаток ветви 4-го метамера; *а3*, *а'3* — вершины углов между ветвями 3-го метамера (на разных срезах). *Стрелками* обозначены размеры зачатка ветви метамера: *d* — ширина, *d'* — толщина, *h* — высота по абаксиальной стороне, *h'* — высота по адаксиальной стороне. *Штриховая линия* обозначает условные границы метамеров; *пунктирная линия* — контур апекса главного побега, скрытого листом 3-го метамера.

лоты (FAA) и проведенные в серии спиртов, освобождали от листьев под бинокуляром МБС-2 и наклеивали на латунные столики. Съемку высушенных и напыленных золотом объектов производили на пленку «Свема» 65 ед. ГОСТ.

Морфометрическое изучение верхушек побегов выполнено на постоянных препаратах продольных срезов побегов *Festuca pratensis*, изготовленных по общепринятой методике. С помощью окулярного микрометра (МОВ-I-15×) на серии срезов измеряли толщину и высоту зачатка ветви метамера, а по числу срезов, на которых он был виден, и толщине одного среза (14.7 мкм) определяли его ширину (рис. 1). Подобные же измерения были выполнены на развивающихся «боковых почках». Для сравнения измеряли ширину междоузлия материнского побега на уровне заложения зачатка ветви метамера или развивающихся ветвей разного пластохронного возраста. Измеряли также ширину верхушки главного побега и «боковых почек» над самым молодым зачатком метамера, причем измерения проводили в плоскости симметрии побегов и «почек» и перпендикулярно ей. На основании измерений продольных срезов побега реконструирован общий вид развивающихся ветвей метамеров со стороны кроющего листа и на фоне апекса материнского побега (рис. 1, *А*; 3). Рисунок про-

Распределение элементов главного побега овсяницы луговой на продольных срезах (на побеге растет 10-й лист, толщина среза 14.7 мкм, всего 144 среза)

Название объекта	№ среза	Всего срезов	На рис. 2 представлен срез
Апикальная меристема главного побега	93—99	7	96
Зачаток ветви 13-го метамера	90—97	8	96
Зачаток ветви 12-го метамера	87—103	17	96
Ветвь 11-го метамера	69—103	35	88
Ветвь 10-го метамера	55—120	66	83
Находящие друг на друга края «предлиста» ветви 10-го метамера	92—98	7	83
Ветвь 9-го метамера	10—110	101	—

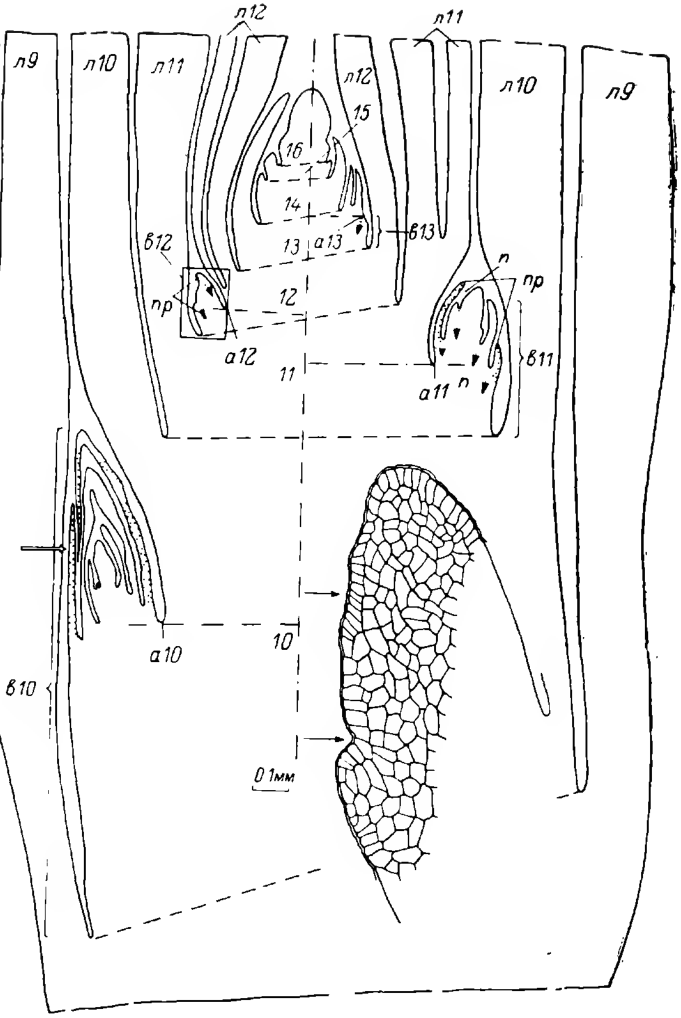


Рис. 2. Продольный срез через верхушку главного побега *Festuca pratensis* в плоскости симметрии.

10—16 — метамеры побега с 10-го по 16-й; *в10—в13* — формирующиеся ветви 10—13-го метамеров; *л10 — л12* — растущие листья 10—12-го метамеров; *л9* — закончивший рост лист 9-го метамера; *а10—а13* — вершины углов между ветвями 10—13-го метамеров. *Пунктирные линии со стрелками* показывают направление врастаний поверхностного слоя клеток: при образовании ветви 13-го метамера; при вычленении верхушечной меристемы на ветви 12-го метамера; при дальнейшем формировании и погружении апекса в ветвь 11-го метамера. *Двойной стрелкой* показано место нарастания друг на друга краев «предлиста». *Штриховая линия* обозначает условные границы метамеров побега. *Штрихпунктирная* — ось главного побега и перпендикуляры к ней из углов *а10—а13*. Внизу справа дан рисунок медианного среза зачатка ветви 12-го метамера. *Стрелками* обозначены места, где начинается врастание поверхностного слоя клеток в тело развивающейся ветви метамера.

Обозначения, как на рис. 1.

дольного среза главного побега овсяницы луговой (рис. 2) выполнен с помощью рисовального аппарата РА-1. «Боковые почки» хотя и находятся в пазухах листьев, расположенных двурядно, обычно несколько смещены вбок от плоскости симметрии побега, поэтому рис. 2 является «сборным». Таблица дает представление о том, на каких продольных срезах побега оказались наилучшие (медианные) срезы «почек», изображенные на этом рисунке.

Результаты и обсуждение

Зачатки метамеров, возникающие поочередно один за другим на противоположных сторонах апикальной меристемы побега, проходят сходный путь развития, поэтому наблюдаемое на продольных срезах через верхушку побега строение последовательных зачатков метамеров может рассматриваться в качестве вех в развитии одного модельного метамера, причем можно принять, что наблю-

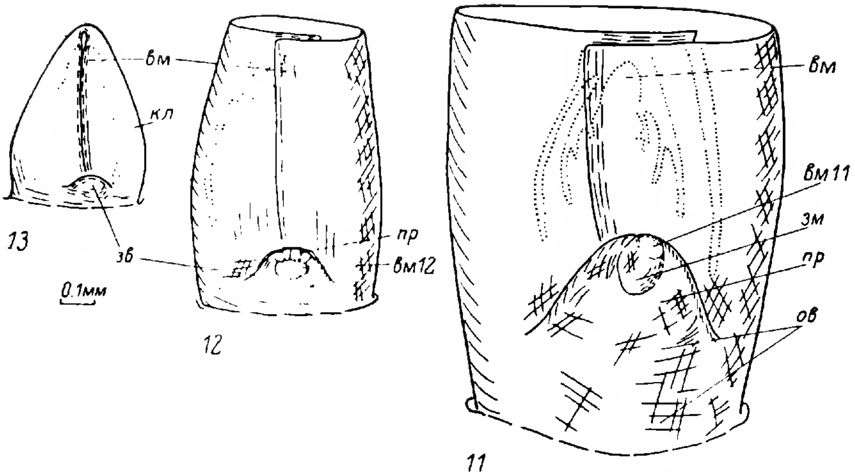


Рис. 3. Развивающиеся ветви последовательных метамеров главного побега *Festuca pratensis*, реконструкция по серии продольных срезов, один из которых дан на рис. 2.

13 — зачаток ветви и «колпачковый» лист 13-го метамера; *12* — часть листа и зачаток ветви 12-го метамера в начале образования на нем новой «точки» роста; *11* — часть листа и развивающаяся ветвь 11-го метамера с новым апексом, погружающимся в тело ветви; *зв* — зачаток ветви; *вм12* — новая верхушечная меристема на ветви 12-го метамера; *вм11* — новая верхушечная меристема в ветви 11-го метамера; *зм* — зачаток 1-го метамера; *ов* — основание ветви; *кл* — «колпачковый» лист.
Остальные обозначения, как на рис. 1.

даемые различия в строении двух соседних метамеров происходят за время, равное одному исходному пластохрону. При описании хода развития модельного, 13-го, метамера мы будем рассматривать строение последовательных зачатков с 16-го по 10-й, видимых на продольном срезе одного побега (рис. 2).

Боковой вырост, или зачаток метамера, появляется ниже апикальной меристемы и постепенно ее окружает. В это время на апикальной меристеме в определенном порядке продолжают закладываться новые боковые выросты. Когда рассматриваемый зачаток 13-го метамера (рис. 2, *в13*; 3, *13*) в виде колпачка замкнется над конусом нарастания побега, под местом соединения его краев появляется новый вырост. В это время на апексе закладываются 3 или 4 зачатка метамеров, т. е. боковой вырост появляется в 3—4 пластохронах (рис. 1, 2). В это время у нижележащего 12-го метамера активно растет лист и вырост (зачаток ветви) 13-го метамера обнаруживается в «пазухе» растущего листа, примерно над его средней жилкой. Растущий лист 12-го метамера плотно охватывает верхушку побега, так что зачаток ветви 13-го метамера оказывается заключенным в весьма тесную камеру. Как показывают данные таблицы, зачаток ветви 13-го метамера уже при первом появлении виден на семи продольных срезах, как и апикальная меристема главного побега, т. е. его ширина равна диаметру последнего (103 мкм), толщина же значительно меньше — всего 30 мкм (рис. 2, 3). Размеры и форма зачатка ветви при заложении (рис. 4, *А* — см. вклейку) позволяют утверждать, что зачаток ветви возникает как относительно широкий вырост поверхностных слоев клеток.

В качестве следующей вехи в развитии зачатка ветви метамера рассмотрим строение нижележащего, 12-го, метамера. Зачаток ветви 12-го метамера виден уже на 16 срезах, его ширина — 235 мкм — более чем в 2 раза превышает диаметр апикальной меристемы главного побега (рис. 3). Сопоставление размеров зачатка ветви 12-го метамера с размерами апикальных меристем «боковых почек» 9—11-го метамеров также свидетельствует против отождествления «меристематического бугорка» в «пазухе» листа с апикальной меристемой бокового побега: «меристематический бугорок», еще не отчленивший ни одного «листового зачатка», оказывается вдвое крупнее уже функционирующих апикальных меристем растения. У проростков овсяницы луговой различия в размерах зачатков ветвей 3-го и 4-го метамеров и апикальных меристем еще значительнее (рис. 1).

Таким образом, рассмотренные данные позволяют утверждать, что «меристематический бугорок» в «пазухе» растущего листа не является «боковым ко-

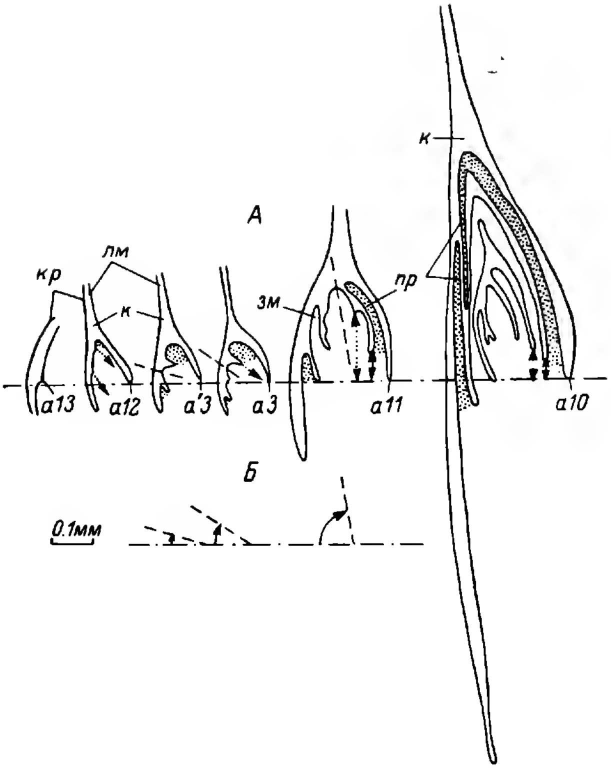


Рис. 5. Формирование ветви метамера и новой «точки» роста у *Festuca pratensis*.

А — развитие ветви метамера в камере, образованной растущими листьями: кроющим (*кр*) и листом «своего» метамера (*лм*); *Штрихпунктирная линия* — совмещенные в одну линию перпендикуляры из углов *а3—а13* на ось материнского побега (см. рис. 2); *штриховая линия* — ось нового апекса; *пунктирная линия с одной стрелкой* показывает направление врастаний поверхностного слоя клеток в тело развивающейся ветви метамера; *пунктирная линия с двумя стрелками* — расстояние до условного ориентира от углубляющегося дна полости между зачатками (*а3* — экстраполяция). *Б* — поворот оси нового апекса по мере его формирования.

нусом нарастания», а должен трактоваться именно как вырост, или зачаток, ветви развивающегося метамера. Несмотря на то что зачаток ветви метамера развивается в тесной камере с достаточно толстыми и прочными стенками из растущих листьев, он достигает, как было показано, относительно больших размеров.

Дальнейшее развитие зачатка ветви метамера заключается в следующем: в поверхностном слое обнаруживаются усиленные деления клеток. На стороне, обращенной к кроющему листу, деление клеток особенно сильно в местах, где намечается прогиб поверхности в тело зачатка (рис. 2, *в 12*). Этот прогиб быстро развивается в кольцевое врастание в тело зачатка (рис. 4, *Б—Д*). Развивающаяся кольцевая полость вычленяет в центре абаксиальной стороны бугорок, полукруглый на продольном срезе (рис. 1). Этот бугорок и является новой верхушечной меристемой; его ось вначале ориентирована плагиотропно. Оставшийся вне кольцевого врастания зачаток ветви метамера образует то, что называют примордием «предлиста», или «профилла». Новая апикальная меристема оказывается несколько вытянутой в тангентальном направлении по отношению к материнскому побегу. Сбоку, на конце длинной оси нового апекса, возникает боковой вырост — зачаток первого метамера «боковой почки». Он быстро разрастается вокруг нового апекса, способствуя дальнейшему углублению полости и вычленению нового апекса, а также повороту его оси из плагиотропного положения в ортотропное (рис. 5). Если сравнить ориентацию нового апекса при его заложении и затем в развитой «почке», то создается впечатление, что «почка» повернулась почти на 90° под влиянием сильного разрастания в толщину материнской оси. Это впечатление рассеивается, если принять во внимание, что растущий лист побега, окруженный «трубкой» влагалищ ранее развернувшихся листьев, сам плотно охватывает расположенные внутри него более молодые метамеры побега, так что поворот «почки» в таких условиях вряд ли возможен. Кроме того, край зачатка «предлиста» (на продольных срезах это верхний и нижний выросты — рис. 5), появившийся на абаксиальной стороне развивающейся ветви метамера при вычленении апекса, в зрелой «почке» не изменяет своего положения, т. е. край находится на той же стороне, где и возник при вычленении апекса. Неизменное расположение края «предлиста» свидетельствует о том, что поворачивается не почка, а новый апекс, причем он поворачивается внутри «предлиста» почти на 90°. Такой поворот возможен только при углублении образовавшейся кольцевой полости и смещении оси апикальной меристемы в новое положение.

Показать углубление полости в растущей ветви метамера достаточно сложно, так как нет привязки, ориентира, относительно которого можно было бы наблюдать ее углубление: все части «почки» непрерывно растут и изменяются. Показать углубление полостей удалось с помощью следующего приема: на рисунке продольного среза верхушки побега (рис. 2) была проведена ось главного побега и на нее опущены перпендикуляры из вершин углов *a10—a13*, образованных ветвями соответствующих метамеров, которые и были приняты за относительно неподвижные точки. Затем копии с рисунков отдельных ветвей с перпендикулярами к оси главного побега были ориентированы в одну сторону и расположены так, чтобы перпендикуляры к оси образовали одну линию. Таким образом удалось сохранить исходную ориентацию ветвей относительно друг друга, а линия, показанная на рис. 5 штрихпунктиром, оказалась общим ориентиром для всех развивающихся ветвей. Относительно этой линии и можно наблюдать развитие полостей в растущих ветвях метамеров при погружении в них нового апекса, а также зафиксировать изменение ориентации оси апекса по мере его развития внутри растущей ветви метамера.

Сравнение развивающихся ветвей, изображенных на рис. 5, позволяет говорить о том, что, кроме процессов роста, укрупнения зачатков, идет процесс развития полостей, т. е. врастаний поверхностного слоя клеток в тело зачатков. По-видимому, углубляются все «углы», в том числе *a13—a10*, вершины которых приняты за неподвижные. У ветвей *a11* и *a10* хорошо видны изменения расстояний до штрихпунктирной линии от вершин углов, образованных наружной поверхностью зачатка первого метамера и внутренней поверхностью «предлиста», и от вершин углов между внутренней поверхностью зачатка 1-го метамера и поверхностью апекса. У более зрелой «почки» 10-го метамера, которая старше «почки» 11-го метамера на один исходный пластохрон, все указанные «углы» расположены ближе к штрихпунктирной линии, т. е. полости глубже.

Таким образом, рассмотренные данные позволяют сделать следующее заключение: у злаков ветвится, т. е. образует вырост, развивающийся метамер побега. На ветви метамера путем инвагинации возникает новая «точка роста», которая, постепенно развиваясь, погружается в тело растущей ветви метамера. «Предлист» является полой верхней частью ветви метамера, окружающей новый апекс, а «междоузлие предлиста» — нижней частью ветви метамера, все вместе, включая новый апекс, обычно трактуется как «пазушная» или «боковая почка». С позиций представлений, развиваемых в статье, ветвь метамера, на которой образуется новый апекс, можно назвать воспроизводящей, или репродуктивной, подчеркивая ее основную функцию — воспроизведение новой «точки роста» растения. Другую ветвь метамера, состоящую из листа и междоузлия, можно назвать вегетативной (или листоносной), подчеркивая ее основную функцию — трофическую. Серия вегетативных, листоносных ветвей образует то, что называют «побегом». Воспроизводящую ветвь метамера, т. е. «предлист» и его «междоузлие», следует рассматривать в составе материнского «побега» как производные его «точки роста». «Боковой побег» начинается с первого производного новой «точки роста», т. е. с первого двуосного метамера. Иначе говоря, «предлист» не является первым членом бокового побега, как это принято считать в настоящее время. Адаксиальный двукилеватый «предлист» следует рассматривать как специализированный орган, возникающий в связи с образованием новой точки роста на воспроизводящей ветви метамера. И конечно же, «предлист» не является образованием «двойной» природы, т. е. результатом адаксиального срастания двух боковых предлистьев, как обычно принято считать.

Наши данные подтверждают мнение C. Grassl (1967) о «предлисте» как об одной из наиболее значимых структур «простой ветви» (метамера) злаков. Но в отличие от Grassl «предлист» рассматривается здесь как образование, цельное по своей природе и внепазушное, т. е. связанное в своем возникновении с тканями не нижележащего междоузлия, а с тканями междоузлия, прилегающего сбоку (рис. 2), хотя топографически «предлист» на взрослом побеге обычно (но не всегда! — см. Серебрякова, 1971, рис. 39) находится в «пазухе» листа нижележащего метамера.

Функционирование меристем, производящих тело растения у злаков, можно представить себе следующим образом: сбоку верхушечной меристемы образу-

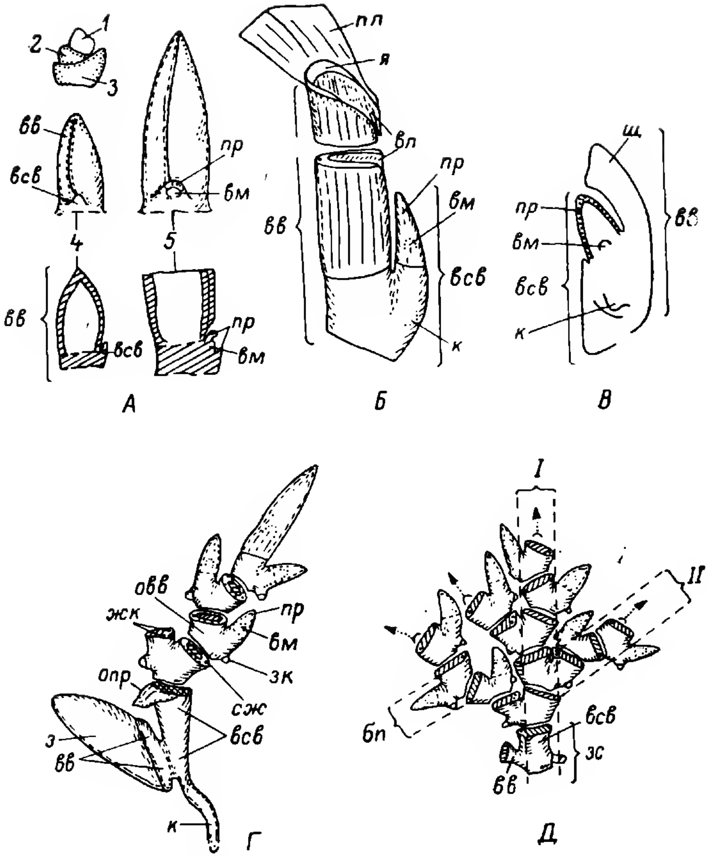


Рис. 6. Развитие разветвленного (двуосного) метамера и строение тела растения у злаков (схема).

А — заложение зачатка метамера на апексе: *1*, *2*, *3* — вид сбоку зачатков метамеров, различающихся на один пластохрон; *4* — появление зачатка воспроизводящей ветви (*всв*) на развивающейся вегетативной ветви (*вв*); *5* — появление новой «точки» роста (*вм*) на развивающейся воспроизводящей ветви метамера; *пр* — примордий «предлиста» (вид с абаксиальной стороны и на продольном срезе). *Б* — зрелый метамер тела растения: *вв* — вегетативная ветвь, *всв* — воспроизводящая ветвь, *пл* — пластинка листа, *вл* — влагалище листа, *я* — язычок, *к* — корень. *В* — схема строения зародыша злаков: *щ* — щиток. *Г* — строение проростка злаков: *овв* — основание вегетативной ветви метамера, *сж* — средняя жилка вегетативной ветви, *опр* — остаток «предлиста» (колеоптиля) на воспроизводящей ветви 1-го метамера растения, *жк* — две жилки килей «предлиста», *зк* — зачаток корня, *з* — зерновка. *Д* — тело растения злаков как колония спорофитов: *зс* — зародыш семени — первый спорофит новой колонии; *штриховыми линиями* выделены: *I* — то, что называют «главным побегом»; *II* — то, что называют «боковым побегом»; *бп* — то, что называют «боковой почкой». *Пунктиром со стрелкой* показаны растущие верхушки «побегов».

ется вырост туники, который следует рассматривать как первый признак начавшегося вычленения метамера побега. В ходе морфогенеза на развивающемся метамере возникает еще один вырост поверхностного слоя клеток. Топографически второй вырост находится в «пазухе» нижележащего растущего в это время листа, примерно над его средней жилкой. На этом выросте путем кольцевого врастания поверхностного слоя клеток в тело выроста возникает новая точка роста, на которой в обычном для злаков порядке, т. е. как выросты туники, появляющиеся поочередно на противоположных сторонах апикальной меристемы, закладываются зачатки метамеров, и все события могут повторяться почти неограниченно долго, причем размножения «точек роста» и метамеров происходит согласно ряду чисел Фиббоначи (Рытова, 1972; Корона, Быстрых, 1978). Подчеркнем здесь активную роль поверхностного слоя клеток в процессах морфогенеза растений. Как показали исследования Г. Г. Коломыцева (1951, 1969, 1977, 1978), ведущая роль поверхностного слоя клеток в процессах морфогенеза связана с силовыми напряжениями, которые неизбежно возникают при первоначально равномерном росте зачатков. При таком росте объем зачатка увеличивается несколько медленнее, чем это необходимо для сохранения им исходной формы. В результате возникают напряжения и поверхностные слои клеток испытывают сжатие в тангентальном направлении, что вызывает усиленное деление клеток и образование как выростов, так и врастаний. В последние годы роль напряжений в морфогенезе растений исследуется также американскими учеными (Lintilhac, 1974a, b; Lintilhac, Jensen, 1974; Lintilhac, Vesecky, 1980).

В заключение обсуждения рассмотрим обобщенную схему развития двуосного, или разветвленного, метамера злаков, представленную на рис. 6. Как можно видеть, метамер тела растения у злаков является реальной структурной единицей, состоящей из двух осей: вегетативной оси, несущей лист, и воспроизводящей оси, несущей «предлист» и новую «точку роста». Двуосный метамер может рассматриваться как спорофит «растения». Строение зародыша злаков вполне сопоставимо со строением взрослого спорофита «растения».[2] Очевидная гомология структур зародыша — щитка и листоносной ветви взрослого спорофита, почечки и воспроизводящей ветви спорофита с новой точкой роста — позволяет трактовать зародыш злаков как первый двуосный спорофит «растения». Тело «растения» у злаков можно рассматривать как колонию спорофитов, начало которой дает первый спорофит — зародыш семени.

При такой трактовке тела растения исчезает уникальность структур зародыша злаков и вместе с ней — предмет для дальнейшей дискуссии относительно природы частей зародыша и происхождения «односемядольности» у злаков, которая продолжается вот уже более 150 лет (Brown, 1960; Guignard, 1961; Данилова, Соколовская, 1973). У многих однодольных орган, гомологичный щитку злаков и называемый семядолей, образует при прорастании зародыша семени развитый лист, т. е. у них вегетативная ветвь 1-го метамера не утратила возможности роста и развития. Видимо, следует согласиться с Коломыцевым в том, что у растений класса *Liliatae* нет семядоли, т. е. нет специализированного органа, свойственного только зародышу семени. Та часть зародыша «однодольных», которая обычно принимается за их единственную «семядолю», является вегетативной ветвью первого спорофита «растения». Нет у злаков и «главного» побега и соответственно «главного» корня. Выше было показано, что новая «точка роста» всегда закладывается на боковой воспроизводящей ветви спорофита, начиная с зародыша семени. В этом смысле растения класса *Liliatae* можно назвать «бокостебельными» (термин Коломыцева, 1977).

Как известно, не только злаки, но и другие представители «однодольных» среди прочих структурных особенностей характеризуются наличием одного «профилла» в основании как вегетативных, так и (часто) репродуктивных побегов. Двукилеватый «профилл» расположен на стороне, прилегающей к материнскому побегу (адаксиально) и в плоскости симметрии последнего. Эта структурная особенность дает основание предполагать, что установленный мною способ образования «боковой почки» характерен не только для злаков, но и для других представителей класса *Liliatae* и, следовательно, структурной единицей тела растения у них также является двуосный метамер (спорофит).

ЛИТЕРАТУРА

Данилова М. Ф., Соколовская Т. Б. (1973). Анатомия проростка некоторых видов злаков и вопрос о природе однодольности. Бот. ж., 58, 3. — Де-Бари А. (1877). Сравнительная анатомия вегетативных органов явнобрачных и папоротникообразных растений, 1. СПб. — Имс А. Дж., Мак Даниэлс Л. Г. (1935). Введение в анатомию растений. М.; Л., ГИЗСКЛ. — Коломыцев Г. Г. (1951). Взаимодействие растущих клеток — основа формирования растений. Вест. ЛГУ, 3. — Коломыцев Г. Г. (1969). Напряжение тканей в стебле двудольного растения. Бот. ж., 54, 8. — Коломыцев Г. Г. (1977). О развитии однодольных растений и природе их семядолей. Тр. Лен. общ. естествоисп., 73, 3. — Коломыцев Г. Г. (1978). Динамика роста и формирования. Задачи и методы исследования. Вест. ЛГУ, 9, Биол., 2. — Корона В. В., Быстрых Л. В. (1978). Формирование куста *Festuca rubra* L. (*Poaceae*) как процесс роста клеточного автомата. Бот. ж., 63, 8. — Любименко В. Н. (1923). Курс общей ботаники. ГИЗ РСФСР, Берлин. — Рытова Н. Г. (1971). Формирование свободно размещенных растений луговых злаков. Сельскохоз. биол., 6, 4. — Рытова Н. Г. (1976). Морфо-

---

[2] Гомология зародышевой и боковых почек у злаков и некоторые гипотезы относительно «природы» частей зародыша рассмотрены отдельно (Рытова, Цвелев, 1982).

Генетические факторы, ограничивающие кущение злаков в вегетативной фазе (к вопросу о листовом и апикальном доминировании). Бот. ж., 61, 12. — Рытова Н. Г., Цвелев Н. Н. (1982). О гомологии зародышевой и боковых почек у злаков и природе односемядольности. Бюлл. МОИП, 87, 1. — Серебрякова Т. И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1972). Тектология: история и проблемы. Сб. Системные исслед., Ежегод. 1971 г. М., Наука. — Эзау К. (1980). Анатомия семенных растений. М., Мир. — Эсау К. (1969). Анатомия растений М., Мир. — Blaser H. W. (1944). Studies in morphology of the *Cyperaceae*. II. The prophyll. Amer. J. Bot., 31, 1. — Brown W. (1960). The morphology of grass embryo. Phytomorphology, 10, 3. — Grassl C. O. (1967). Phylogenetic concepts and the archetype of the *Magnoliophytes*. Taxon, 16, 5. — Guignard J. L. (1961). Réchérches sur l'embryogénie des Graminées; rapports des Graminées avec les autres Monocotylédones. Ann. Sci. Natur., 12 ser., 2, 3. — Hsü J. (1944). Structure and growth of the shoot apex of *Sinocalamus beecheyana*. Amer. J. Bot., 31, 7. — Lintilhac P. M. (1974a). Differentiation, organogenesis, and the tectonics of cell wall orientation. II. Separation of stresses in a two-dimensional model. Amer. J. Bot., 61, 2. — Lintilhac P. M. (1974b). Differentiation, organogenesis, and the tectonics of cell wall orientation. III. Theoretical consideration of cell wall mechanics. Amer. J. Bot., 61, 3. — Lintilhac P. M., Jensen W. A. (1974). Differentiation, organogenesis, and the tectonics of cell wall orientation. I. Preliminary observations on the development of the ovule in cotton. Amer. J. Bot., 61,2 — Lintilhac P. M., Vesecky T. B. (1980). Mechanical stress and cell wall orientation in plants. I. Photoelastic derivation of principal stresses. With a discussion of the concept of axillarity and the significance of the «arcuate shell zone». Amer. J. Bot., 67, 10. — Pankow H., Guttenberg H. (1959). Studien über die Anlage der Achselknospen und Blatt primordien bei Gramineen. Planta, 52, 6. — Rösler P. (1928). Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Triticum vulgare*. Planta, 5, 1. — Sharman B. C. (1945). Leaf and bud initiation in the *Gramineae*. Bot. Gaz., 106, 3. — Sharman B. C. (1947). The biology and developmental mophology of the shoot apex in the *Gramineae*. New Phytol., 46, 1. — Tomlinson P. B. (1970). Monocotyledones — towards an understanding of their morphology and anatomy. In: Adv. Bot. Res., 3. N. Y. — Tomlinson P. B. (1973). Branching in Monocotyledones. Q. Rev. Biol., 48, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 IV 1981.

SUMMARY

The pattern of bud initiation has been reinvestigated in grasses. It has been established that the axillary meristem of the growing leaf is not the apical meristem of the coming lateral shoot, as it has been commonly believed (Esau, 1980 et al.). Axillary meristem arises as a relatively broad excrescence of the external cell layer on the plant metamer. This excrescence is regarded as a primordium of the metamer branch. On the abaxial side of the relatively well-developed branch primordium there forms a transverse furrow, which quickly develops into a circular one, dividing the branch primordium into apical meristem of a new shoot and the «prophyll» primordium; the latter is, thus, the metamer derivative of the maternal shoot. Therefore, the metamer in grasses is regarded as a branched, biaxial formation. One branch ends with a leaf, whereas a number of them makes up a shoot. This branch is called vegetative. The other metamer branch, containing an imbedded new apex, is called reproductive. The «prophyll» is a hollow upper part of the reproductive branch of the metamer, while the «internode» is a lower part. Branched metamer is considered as a biaxial sporophyte. The homology of the embryo and of the mature biaxial sporophyte is discussed. Plant body of grasses is treated as a colony of the biaxial sporophytes.

УДК 576.16 : 581.524.44

Я. П. Дидух

ПРОБЛЕМЫ АКТИВНОСТИ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

YA. P. DIDUKH. THE PROBLEMS IN THE ACTIVITY OF PLANT SPECIES

Обсуждается проблема активности видов растений как меры их преуспевания в ценозе. Рассматриваются вопросы определения величины и степени изменения активности в различных аспектах. Анализируется распределение видов по ступеням активности и составляющим ее параметрам на примере флоры Ялтинского заповедника и его флороценотических комплексов. Делается заключение о теоретическом и практическом значении этого понятия для изучения закономерностей организации растительного покрова, составления прогнозов его изменения, рационального использования запасов полезных видов растений, а также их охраны.

Одна из центральных и актуальных проблем геоботаники и ботанической географии — проблема оценки фитоценотической роли видов, обсуждавшаяся в различных аспектах, особенно в послевоенные годы, как в отечественной (Марков, 1958; Лавренко, 1959; Юрцев, 1961, 1965, 1968; Юрцев и др., 1978; Ниценко, 1965; Быков, 1966, 1967; Фрей, 1966; Александрова, 1969; Шелиг-Сосонко, 1969; Малышев, 1973; Катенин, 1974; Миркин, Розенберг, 1978, и др.), так и в зарубежной (Curtis, McIntosh, 1951; Ellenberg, 1953; 1968; Goodal, 1953; Knapp, 1954, 1971; Whittaker, 1954, 1962, 1972; Oosting, 1956; Daubenmire, 1962, 1968; Billings, 1965; Грейг-Смит, 1967; Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974, и др.) ботанической литературе, в настоящее время продолжает активно разрабатываться. Предпосылками для разработки этой проблемы являются, с одной стороны, хороший научно-теоретический фундамент ботанической географии и геоботаники, а с другой — связь этих дисциплин с философией, кибернетикой, математикой, популяционной генетикой и др. В результате такой связи мышление в типологических понятиях, господствовавшее ранее у систематиков и флористов, постепенно сменяется мышлением в популяционных понятиях, что, согласно утверждению Э. Майра (1974), следует рассматривать как большую концептуальную революцию (революцию парадигм — по Т. Куну, 1977), которая обогатила ботанику качественно новым арсеналом подходов и методов исследования, позволивших вскрыть ранее не известные организменные, популяционные, видовые и ценотические связи, движущие силы и процессы эволюции биологических систем (Шмальгаузен, 1961; Дубинин, 1966; Дубиiин, Глембоцкий, 1967; Тимофеев-Рессовский и др., 1973; Майр, 1974, и др.). Глубокое и всестороннее изучение видов и растительных сообществ поставило вопрос о путях решения уже давно назревшей проблемы о значимости и поведении видов в ценозах или их активности. Цель статьи — обратить внимание на те аспекты видовой оценки активности, с которыми мы столкнулись при флористико-геоботанических исследованиях.

Понятие активности вида

Согласно Б. А. Юрцеву (1968), активность вида можно рассматривать как меру его преуспевания. Величина активности определяется ценотической ролью, местом, которое вид занимает среди других в результате сложившихся связей и сообществах. Исследователи предлагали различные подходы к определению степени активности. В частности, Curtis и McIntosh (1951) для стационарных исследований предложили индекс IVI, представляющий собой сумму показателей численности, доминантности и встречаемости (в %) вида на площадке. Т. Э.-А. Фрей (1966) выражал фитоценотическую значимость вида индексом FCW, где F — встречаемость, C — степень постоянства, W — вес надземных частей на площадке. Юрцев (1968) считал, что степень активности вида пропорциональна интенсивности освоения им ландшафта и, проводя широкие региональные исследования флоры Сунтар-Хаята, определял активность вида по степени его экологической амплитуды, площади (повсеместности и равномерности) распространения основных типов местообитания вида внутри ландшафта, степени постоянства численности вида на основных экотопах. Л. И. Малышев (1973) оценивал активность видов лишь двумя показателями: встречаемостью и обилием. А. Е. Катенин (1974) также использовал лишь два показателя: встречаемость и проективное покрытие, при этом расчет активности производился путем суммирования произведений значений проективного покрытия вида на число описаний, в которых вид встречен.

Развивая далее идеи Юрцева (1961, 1968), Фрея (1966) и других, активность вида мы отражаем в трех главных фитоценотических компонентах: широте эколого-ценотической амплитуды вида, степени постоянства и степени покрытия (или численности) вида в сообществах. При этом важным условием вычисления величины активности остается выбор количественных единиц измерения. Без этого сопоставление активности различных видов, а также сопоставление активности одного вида, полученной различными исследователями, становятся невозможными, а введение понятия будет лишь чисто умозрительным. Поэтому успех оценки активности зависит как от объективности и возможности получения в полевых условиях исходных данных, так и простоты дальнейшего их расчета.

Широту эколого-ценотической амплитуды видов отражает распределение их в спектре синтаксонов данного региона. При вычислении этого показателя ранг синтаксона принимается в зависимости от преследуемых целей, детальности исследования и имеющихся данных, каковыми обычно являются геоботанические описания растительности. Изучая активность видов региона, большего, чем контур элементарной флоры, в качестве основного ранга синтаксона можно принять тип растительности. Однако для отдельных типов растительности, в которых подтипы или классы формаций более или менее четко различаются по флористическому составу, ценотической структуре и экологии, в качестве основного можно принять и синтаксоны более низкого, чем тип, ранга. Например, болота могут быть разделены на эвтрофные, мезотрофные и олиготрофные, луга — на пойменные и суходольные, степи — на луговые, настоящие и каменистые, леса — на еловые, сосновые, грабово-дубовые и буковые и т. д.

Для примера изучения активности видов приведем результаты, полученные нами при исследовании флоры Ялтинского горно-лесного государственного заповедника,[1] рассматриваемой нами в качестве элементарной флоры.

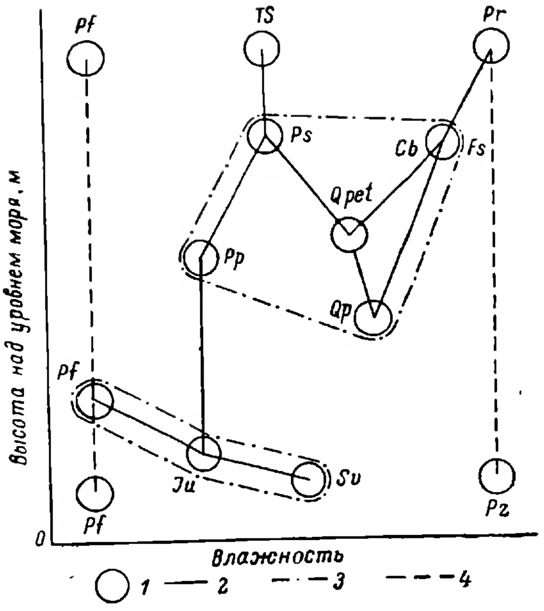
Определение эколого-ценотической амплитуды проводили следующим образом. Описанные площадки растительности путем сравнения их флористического состава были объединены в группы, названные флороценотическими комплексами. Такие группы в одном случае оказались близкими к формациям (лесные), в другом, когда флористический состав различных формаций сходен между собой, а границы между соседними ценозами различных формаций сильно размыты, группы близки к типу растительности (луга, степи, томилляры). Выделенные комплексы значительно отличаются по занимаемой площади, что, естественно, влияет на реальную активность вида в данной местности, в связи с чем мы указываем в скобках площадь каждого комплекса (в процентах от территории заповедника — 14 230 га). Как видно из рис. 1, всего в заповеднике выделено 10 комплексов: Sv — саванноидный (3%), Ju — можжевеловый (1%), Pf — петрофитный (5%), Pp — крымскососновый (35%), Ps — сосновскосос-

---

[1] Более подробное описание растительности и флоры заповедника опубликовано Ю. Р. Шеляг-Сосонко и Я. П. Дидухом (1978а, б).

с. 1. Граф видового сходства флоро-
нотических комплексов Ялтинского
заповедника.

флороценотические комплексы, 2 — сте-
ь сходства комплексов 0.7 > δ > 0.5, 3 —
ппы флороценотических комплексов, 4 —
отное распространение флороценотических
комплексов.



овый (3%), Qp — пушистодубо-ый (17%), Qpet — скальнодубо-ый (2%), CbFs — грабово-буковый 2%), TS — томиллярно-степной 1%), Pr — прибрежно-луговой %), объединенные в 4 типа комп-ексов: ксерофитные сообщества жного берега Крыма, леса, то-иллярно-степные сообщества яйлы прибрежно-луговые сообщества.

По широте эколого-ценотичес-ой амплитуды все виды заповед-ика были разделены на 4 кате-ории, для которых вслед за . В. Камелиным (1973) был принят предложенный П. Н. Овчинниковым (1955) рмин «фитоценоцикл». Этот термин понимается как совокупность всех рас-ительных группировок, в которых встречается данный вид.

1. Стенотопный фитоценоцикл (самый узкий) — вид встречается в составе акого-либо одного в данном регионе флороценотического комплекса, напри-ер *Argyrolobium biebersteinii* P. W. Ball. (Pp), *Corallorhiza trifida* Chatel. CbFs), *Asplenium ruta-muraria* L. (Pf), *Comperia comperiana* (Stev.) Aschers. t Graebn. (Qp). (рис. 2, *м*), *Asterolinon linum-stellatum* (L.) Hoffmg. et Link. Pf), *Circaea lutetiana* L. (CbFs) и др. Это так называемые верные виды комплек-ов.

2. Гемистенотопный фитоценоцикл — вид встречается в составе одного типа лороценотического комплекса (типа растительности) в данном регионе, на-пример *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl., *Fagus sylvatica* L., *Clematis vitalba* ., *Taxus baccata* L. (рис. 2, *г*, *д*, *к*, *л*), *Carex digitata* L., *Acer campestre* L., *Astragalus glycyphyllos* L., *Lathyrus rotundifolius* Willd., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. и др.

3. Гемиэвритопный фитоценоцикл — вид встречается в составе двух типов комплексов в данном регионе, например *Juniperus excelsa* Bieb., *Pinus pallasiana* D. Don, *Quercus pubescens* Willd., *Carex humilis* Leyss. (рис. 2, *а*—*в*, *ж*) и др.

4. Эвритопный фитоценоцикл (самый широкий) — вид встречается в составе большинства типов комплексов в данном регионе, например *Teucrium chamaedrys* L. s. l., *Bromopsis cappadocica* (Boiss. et Bal.) Holub, *Dactylis glomerata* L. (рис. 2, *е*, *з*, *и*), *Medicago falcata* L., *Galium mollugo* L., *Elytrigia strigosa* (Bieb.) Nevski и др.

Изучение эколого-ценотической амплитуды видов флоры заповедника показало, что в ее составе преобладают виды со стенотопным (41.9%) и гемистенотопным (38.0%), т. е. узкими, фитоценоциклами. С одной стороны, это говорит о большой специфичности рассмотренной флоры, а с другой — объясняется географическим положением территории: заповедник лежит на стыке трех ботанико-географических областей, в связи с чем многие виды находятся здесь на границе своего ареала и имеют узкую синэкологическую амплитуду.

Вторым компонентом активности вида служит степень постоянства его в сообществах. Как известно, одни и те же виды в различных ассоциациях одной формации, в различных формациях одного типа растительности, а также в различных типах растительности имеют неодинаковую степень постоянства. Для более высоких, чем ассоциация, синтаксонов количественные показатели этого признака могут значительно колебаться в зависимости от числа описаний

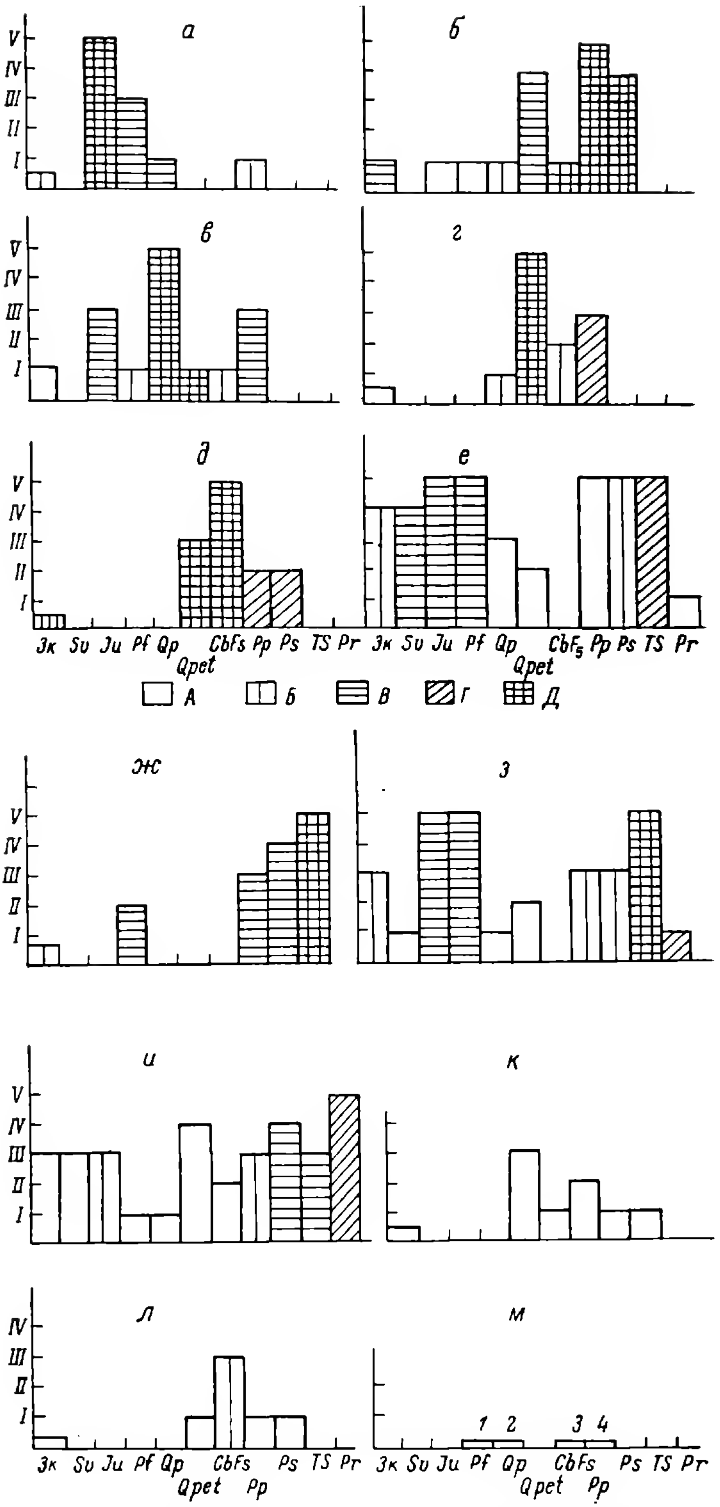


Рис. 2. Спектры активности некоторых видов заповедника.

а — *Juniperus excelsa*, б — *Pinus pallasiana*, в — *Quercus pubescens*, г — *Q. petraea*, д — *Fagus sylvatica*, е — *Teucrium chamaedrys* s. l., ж — *Carex humilis*, з — *Bromopsis cappadocica*, и — *Dactylis glomerata* s. l., к — *Clematis vitalba*, л — *Taxus baccata*; м: 1 — *Asplenium ruta-muraria*, 2 — *Comperia comperiana*, 3 — *Corallorhiza trifida*, 4 — *Argyrolobium biebersteinii*. Степень покрытия видов, %: А — < 1, Б — 1—10, В — 11—30, Г — 31—50, Д — > 50.

По оси ординат — класс постоянства, *по оси абсцисс* — флороценотические комплексы.

каждой из ассоциаций и их репрезентативности (охвата) по отношению к рассматриваемому синтаксону, а полученная средняя величина часто не отвечает реальной. В связи с этим необходимо, чтобы описания отражали весь спектр ассоциаций синтаксона более или менее полно. Суммарное число описаний основного синтаксона (флороценотического комплекса) должно быть не менее 100, а каждой из ассоциаций в среднем не менее 5. С другой стороны, их число должно быть более или менее пропорциональным площади, которую занимает синтаксон в данном регионе по отношению к площади других синтаксонов. Обычно последнее условие достигается на практике путем закладки площадок на профиле через определенный отрезок расстояния, а также описания редких ценозов, ранее не встреченных. Для дальнейших расчетов целесообразно провести ранжирование ассоциаций по величине постоянства вида и, отбросив четвертую часть количества крайних описаний (со случайным, максимальным и минимальным постоянством), вычислить среднюю величину постоянства лишь для близких к модальным показателей, характерных для наиболее часто встречающихся ассоциаций.

Виды флоры заповедника по степени постоянства были разбиты на пять классов: I — вид встречается менее чем на 20%, II — на 21—40, III — на 41—60, IV — на 61—80, V — на 81—100% площадок комплекса. Анализ полученных данных показал, что с увеличением класса постоянства уменьшается количество видов, %: I класс — 76.1, II — 8.2, III — 6.8, IV — 4.8, V — 4.1.

Третьим признаком активности вида служит численность или проективное покрытие его в ценозе. Проективное покрытие вида, как и предыдущий показатель, может также значительно колебаться в различных ценозах, в связи с чем следует провести вычисления средней величины покрытия видов на площадках по способу, описанному выше для определения степени постоянства.

По степени покрытия виды заповедника были разбиты на 5 классов, %: I — до 1, II — 1—5, III — 6—20, IV — 21—50, V — более 50. По степени покрытия виды заповедника распределяются следующим образом, %: I класс — 83.3, II — 8.2, III — 5.4, IV — 1.4, V — 1.7. Как видим, количество видов-доминантов (с покрытием более 20%) во флоре заповедника не превышает 5% его видового состава.

Анализируя активность видов, мы считаем, что этот показатель целесообразно изображать не единым числом путем произведения величин ее признаков, а в трех составляющих компонентах: широта эколого-ценотической амплитуды — ось абсцисс, степень постоянства в синтаксонах — ось ординат, проективное покрытие — характер штриховки (рис. 2). На основании такого способа изображения можно судить как о величине активности вида в целом, так и о характере ее отдельных компонентов. По величине активности все виды вслед за Юрцевым (1968) мы разделяем на пять ступеней.

1. Особоактивные — эвритопные, имеющие высокую (IV—V класс) степень постоянства в сообществах большинства флороценотических комплексов, проективное покрытие более 50%. Из числа указанных на рис. 2 особоактивными являются *Teucrium chamaedrys* s. l., *Bromopsis cappadocica*, *Dactylis glomerata* s. l.

2. Высокоактивные — эвритопные, гемиэвритопные, имеющие III—V класс постоянства и покрытие более 5—20% в сообществах нескольких комплексов (*Pinus pallasiana*, *Quercus pubescens*, *Medicago falcata*, *Galium verum*, *Brachypodium rupestre*, *Carex humilis*).

3. Среднеактивные — гемиэвритопные, гемистенотопные, имеющие II—IV, редко V класс постоянства и покрытие 1—5% только в сообществах отдельных комплексов (*Laser trilobum* (L.) Borkh., *Physospermum cornubiense* (L.) DC., *Alyssum rostratum* Stev., *Polygala major* Jacq.).

4. Малоактивные — гемиэвритопные, гемистенотопные, стенотопные, имеющие I—II классы постоянства и проективное покрытие до 1% в сообществах отдельных комплексов (*Muscari racemosum* (L.) Mill., *Viola sieheana* W. Beck., *Sorbus aucuparia* L., *Trinia glauca* (L.) Dumort.).

5. Неактивные — стенотопные, имеющие I класс постоянства, единично произрастающие в сообществах отдельных комплексов, как правило, одного типа (*Clematis integrifolia* L., *Comperia comperiana*, *Corallorhiza trifida*).

Как указывали А. А. Ниценко (1965), Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1969) и другие, в различных частях ареала, как и в различные исторические периоды, фитоценотическая роль вида неодинакова. Кроме того, даже в пределах ареала вид встречается не во всех, а только в присущих ему эколого-ценотических условиях. Изменения активности вида можно рассматривать в различных аспектах: региональном, временно́м, фитоценотическом и локальном.

1. При изучении активности вида в региональном аспекте преследуется задача выявления оптимума и изменения активности на определенной части его ареала, что в конечном счете позволяет судить о тенденциях изменения ареала вида в целом и прогнозировать эти изменения (Куваев, 1965; Ниценко, 1965; Шеляг-Сосонко, 1968а, б, 1969, 1974). По направленности изменения активности вида мы различаем следующие ее состояния:

а) экспансивное — активность вида в данном регионе повышается по сравнению с активностью в других регионах. В качестве примера для Горного Крыма, и в частности для заповедника, можно привести *Aegilops biuncialis* Vis., *Hordeum leporinum* Link., *Taeniatherum crinitum* (Schreb.) Nevski, *Centaurea diffusa* Lam., *Poterium polygamum* Waldst. et Kit., активность которых здесь выше, чем на равнинных территориях Украины;

б) преуспевающее — активность вида в данном регионе по сравнению с другими регионами остается высокой. Такими видами являются *Corylus avellana* L., *Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Fagus sylvatica* L., *Carex hallerana* Asso, *C. humilis* Leyss., *Galium verum*, *Scilla autumnalis*;

в) угасающее — активность вида в данном регионе хотя и достаточно высокая, но по сравнению с другими регионами заметно понижается. К числу таких видов относятся красивоцветущие и лекарственные, численность популяций в Крыму которых заметно сокращается под влиянием антропогенного фактора, как, например, *Adonis vernalis* L., *Convallaria majalis* L., *Colchicum umbrosum* Stev., *Galanthus plicatus* Bieb., виды родов *Orchis*, *Ophrys* и т. д.;

г) реликтовое — активность вида в данном регионе по сравнению с другими регионами низка. К таковым относятся популяции видов в Горном Крыму *Cyclamen kuznetzovii* Kotov et Czernova, *Aegopodium podagraria* L., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Pyrola rotundifolia* L., *P. media* Sw., *Hippocrepis comosa* L., *Betula verrucosa* Ehrh., *Potentilla alba* L., которые в основной части ареала не являются реликтовыми.

2. При изучении активности вида во временно́м аспекте преследуется цель выявления периода оптимума (максимума или минимума) активности, изменений ее в различные исторические периоды и в конечном счете решения вопросов о реликтовости или экспансии вида. Для изучения изменения активности в этом аспекте палеоботанических данных накоплено еще недостаточно, в связи с чем характер этих изменений трудно, а порой и невозможно определить, но, как указывает А. Л. Тахтаджян (1966), полученные в этой области на протяжении последних десятилетий результаты существенно расширяют и заметно изменяют наши представления об ископаемых флорах. Кроме того, при этом уже давно более или менее успешно пользуются косвенными ботанико-географическими данными, что в определенной мере позволяет судить о фитоценотической значимости видов (Лавренко, 1930, 1938; Клеопов, 1931; Липшиц, 1977, и др.).

Как и в региональном, во временно́м аспекте мы различаем следующие направления изменения активности видов:

а) экспансивное — активность вида на данной территории в более поздний период выше, чем в более ранний. Например, в связи с увеличением площади нарушенных земель в заповеднике возрастает активность сегетальных сорняков *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Chenopodium album* L., *Elytrigia repens*, *Sonchus arvensis* L., *Papaver dubium* L., а в связи с рубкой сосновых и дубовых лесов повышается активность *Carpinus betulus* L., *C. orientalis* Mill. В местах чрезмерного выпаса скота на степных участках наблюдается увеличение активности *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Artemisia repens*, *Poa bulbosa* L., *Ceratocephalus falcatus* Pers. и др.;

б) преуспевающее — активность вида на данной территории в сравниваемые периоды почти одинаковая (высокая). К числу таких видов относятся *Pi-*

nus sylvestris L., *Quercus petraea*, *Acer campestre* L., *A. stevenii* Pojark., *Tilia cordata*, *Fraxinus oxycarpa* Willd. и др.;

в) угасающее — активность вида хотя и достаточно высокая, но понижается в более поздний период по сравнению с более ранним. В качестве примера можно привести *Cerastium biebersteinii* DC., *Androsace taurica* Ovcz. в голоцене по отношению к плейстоцену, виды родов *Stipa* L., *Orchis*, а также *Adonis vernalis*, *Paeonia tenuifolia*, *Tulipa schrenkii* Regel и другие, активность которых угасает в связи с распашкой степей и другим влиянием антропогенных факторов;

г) реликтовая — активность вида в данный период намного ниже, чем в более ранний, и не может повышаться. Такими видами являются произрастающие в настоящее время в Крыму *Globularia trichosantha* Fisch. et Mey., *Daphne taurica* Kotov, *Taxus baccata* L., *Euonymus nana* Bieb., *Comperia comperiana* (Stev.) Aschers. et Graebn. и др. Как видно из вышесказанного, мы различаем реликтовые виды, утратившие способность повышать или сохранять на протяжении более или менее длительного периода высокую активность, и реликтовые популяции видов, которые характеризуются низкой активностью только в определенных регионах, охватывающих часть ареала вида.

3. При изучении активности вида в фитоценотическом аспекте преследуется цель выявления приуроченности оптимума активности к определенному синтаксону (или флороценотическому комплексу) и изменения ее в других синтаксонах (или флороценотических комплексах) данного региона. Как и в предыдущих случаях, в зависимости от степени активности в различных синтаксонах вид может находиться в различных состояниях: экспансивном, преуспевающем, угасающем и реликтовом. Например, *Cornus mas* в Крыму имеет оптимум активности в скальнодубовых лесах, где он преуспевает, а в буковых, грабовых, ясеневых и пушистодубовых этот вид имеет угасающую активность. *Artemisia repens* характеризуется угасающей активностью в ковыльных степях Крыма, преуспевающей — в типчаковых, а при увеличении нагрузки выпаса ее активность становится экспансивной, в то время как, например, у различных видов рода *Stipa* наблюдается обратное явление. Изучение активности видов в фитоценотическом аспекте важно для построения прогнозов изменения видового состава флоры в связи с эволюцией и сукцессиями растительности, обусловленными действием различных факторов.

4. При изучении активности вида в локальном аспекте ставится задача выявления степени его активности на какой-либо небольшой (меньше площади элементарной флоры) территории, включающей только те ценозы, в которых он встречается. По степени изменения активности виды также разделяются на четыре группы: экспансивные, преуспевающие, угасающие и реликтовые. Например, *Cyclamen kuznetzovii* встречается в Крыму только в районе г. Белогорска в дубовых и буковых лесах, где имеет проективное покрытие до 1%. В других районах Горного Крыма, где такие сообщества и экотопы также типичны, этот вид отсутствует. То же следует сказать о *Hippocrepis comosa* L. (с. Орлиное), *Asterolinon linum-stellatum* (L.) Duby (гора Кошка, п.г.т. Гурзуф), *Anthemis sterilis* Stev. (восточные районы предгорий), *Cerastium biebersteinii* DC., *Genista depressa* Bieb. (вершины Главной гряды), *Cachrys alpina* Bieb. (окр. Ялты, гора Лысая, окр. с. Поляна) и другие, которые в данных локальных условиях характеризуются экспансивной или преуспевающей активностью, а в целом считаются реликтами (Рубцов, 1959; Чопик, 1978, и др.).

Анализ количественного распределения видов по ступеням активности и составляющим ее параметрам (на примере флоры Ялтинского заповедника)

Активность видов флоры мы рассматриваем как отражение ее ценотической структуры, поэтому одной из важнейших характеристик структурного анализа является установление закономерностей количественного распределения видов флоры по ступеням активности.

В качестве примера приведем данные из Ялтинского заповедника, где нами было проведено количественное сравнение отдельных флороценотических комплексов как по составляющим активность параметрам: эколого-ценотической

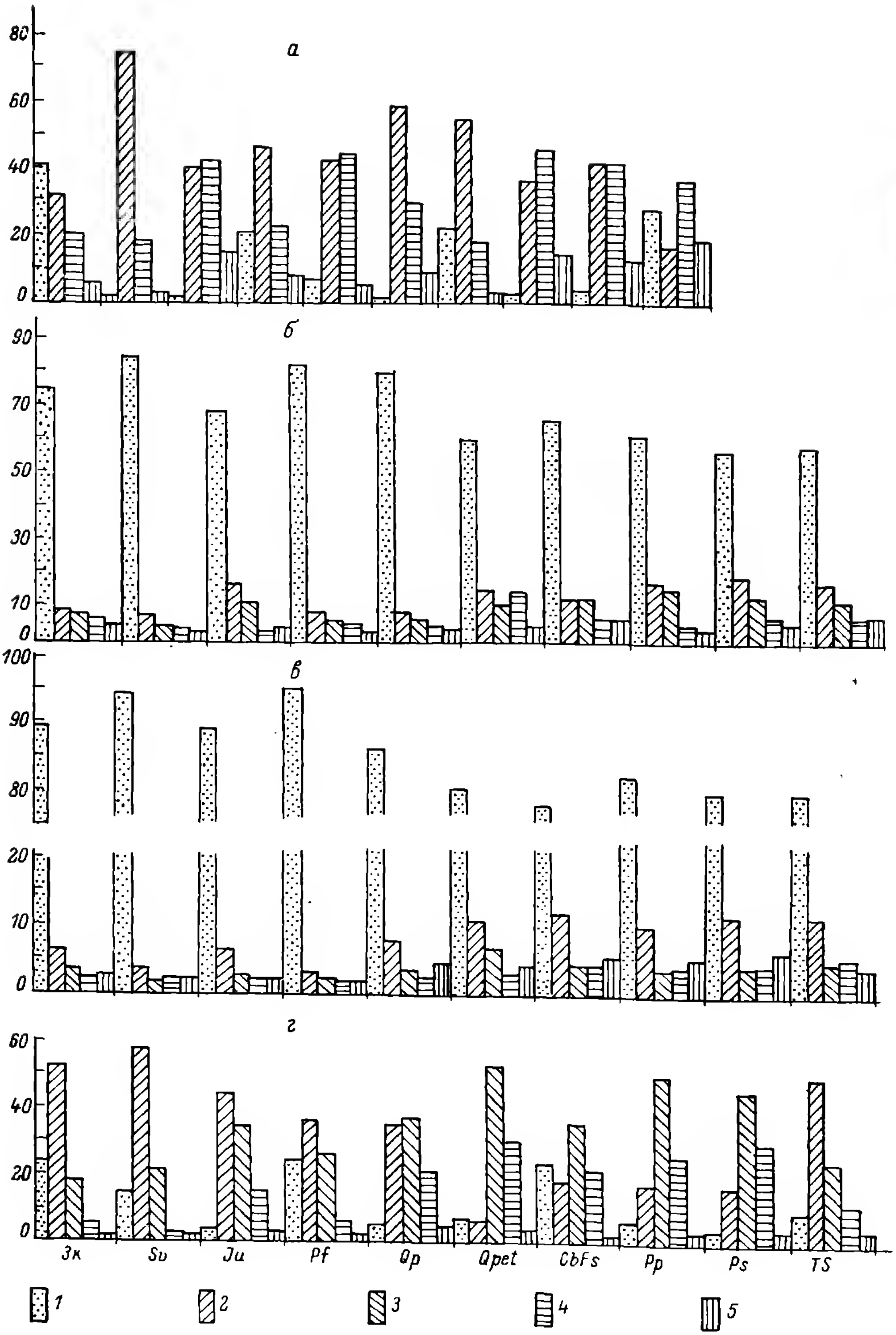


Рис. 3. Спектры распределения частот активности видов и ее составляющих компонентов во флорах заповедника (Зк).

а: *1* — стенотопные, *2* — гемистенотопные, *3* — гемиэвритопные, *4* — эвритопные; *б* — 1 класс < 20% описанных площадок в комплексе, *2* — 20—40, *3* — 41—60, *4* — 61—80, *5* — 81—100%; *в*: *1* — до 1%, *2* — 1—10, *3* — 11—30, *4* — 31—50, *5* — > 50; *г*: *1* — неактивные, *2* — малоактивные, *3* — среднеактивные, *4* — высокоактивные, *5* — особоактивные.

По оси ординат — число видов, %; *по оси абсцисс* — флороценотические комплексы.

амплитуде (рис. 3, *а*), постоянству (рис. 3, *б*) и покрытию (рис. 3, *в*) видов, так и по ступеням активности (рис. 3, *г*). Как видно из рисунка, эти показатели не коррелируют между собой и порой сильно отличаются для различных флор.

Рассматривая количественное распределение видов по степени постоянства в ценозах заповедника и его отдельных комплексов (рис. 3, *б*), отметим довольно высокий процент видов с первым классом постоянства по отношению к сумме процентов остальных классов. Этот показатель колеблется от 1.3 (Ps) до 5.9 (Sv) и понижается от комплексов нижнего пояса растительности к верхнему.

Аналогичнан закономерность наблюдается в количественном распределении видов по степени покрытия (рис. 3, *в*), где также отмечен высокий процент видов I класса, превышающий сумму процентов видов остальных классов от 3.5 (в флороценотическом комплексе CbFs) до 20 (в комплексе Pf) раз. При этом, как и в предыдущем случае, наблюдается снижение доли видов, характеризующихся покрытием более 20%, с увеличением высоты положения комплекса над уровнем моря.

Анализ распределения видов по ступеням активности (рис. 3, *г*) показал, что во флоре Ялтинского заповедника в количественном отношении преобладают малоактивные (52.5%), неактивные (23.6%) и среднеактивные (17.9%) виды, в то время как во флороценотических комплексах соотношение между этими показателями иное: для комплексов Sv, Pf, TS, представленных травянистыми группировками, характерно преобладание малоактивных (14.6—52.5$^0/_0$), среднеактивных (21.5—25.9%) и неактивных (9.5—24.1%) видов, в комплексе Ju третье место (14.6%) занимают высокоактивные виды, роль которых, как и среднеактивных, возрастает в лесном типе комплексов. Так, в комплексе Qp высокоактивные виды по количеству занимают третье место (21.0$^0/_0$), а среднеактивные — первое (37.4%), в комплексах Qpet, Pp, Ps — соответственно первое (45.5—52.9%) и второе (25.7—30.0%) места. В комплексе CbFs второе место занимают неактивные виды (22.9%), что объясняется специфичностью эколого-ценотических условий тенистых грабовых и буковых лесов.

Активность видов «реализуется» в природе двумя путями: 1) за счет внедрения особоактивных и высокоактивных видов в не свойственные ранее им ценозы (например, *Teucrium chamaedrys*, *Bromopsis cappadocica*, *Festuca rupicola*, *Inula ensifolia*, *Helianthemum stevenii*, *Thymus callierii*, *Th. tauricus* и др.); 2) за счет расширения площадей вторичных фитоценозов, в которых вид коренного фитоценоза удерживает свои позиции (например, *Carex humilis*, *Rosa spinosissima* L., *Pulsatilla taurica* Juz. и др.).

Показатель активности не раскрывает направленности этих процессов, а характеризует лишь роль видов или меру преуспевания их в ценозах. В связи с этим возникает необходимость изучения сукцессий растительного покрова, знание которых, дополненное сведениями об активности видов, является научной основой прогнозирования изменений растительности, создания искусственных фитоценозов, рационального, экологически обоснованного использования запасов лекарственных и других растений, а также охраны видов и растительных сообществ.

На основе всего вышеизложенного можно заключить, что активность вида как мера его преуспевания в ценозе определяется по трем компонентам: широте эколого-ценотической амплитуды, степени постоянства и степени покрытия (или численности) вида в ценозе. По величине активности виды делятся на особоактивные, высокоактивные, среднеактивные, малоактивные и неактивные.

Изменения активности вида можно рассматривать в региональном временно́м, фитоценотическом и локальном аспектах. При этом выделяются экспансивная, преуспевающая, реликтовая и угасающая степени изменения активности.

Активность видов флоры — отражение ценотической структуры последней, в связи с чем одной из важных характеристик структурного анализа флоры является установление закономерностей количественного распределения видов по ступеням активности.

Количественное распределение видов по характеру эколого-ценотической амплитуды показало, что во флоре Ялтинского заповедника, рассматриваемой в качестве элементарной, преобладают виды со стенотопным и гемистенотопным фитоценоциклом, а в большинстве флороценотических комплексов (флоры ценотического уровня) — виды с гемистенотопным и гемиэвритопным фитоценоциклом. Количественное распределение видов по степени постоянства в ценозах отличается высоким участием видов с первым классом постоянства по отношению к отдельным классам. Этот показатель понижается от комплексов нижнего пояса растительности к верхнему. Аналогичная закономерность наблюдается в количественном распределении видов по степени покрытия. Анализ количественного распределения видов по ступеням активности показал преобладание во флоре заповедника малоактивных, неактивных и среднеактивных видов. Соотношение видов меняется от комплексов травянистых ценозов к лесным в сторону возрастания количества более активных видов. «Реализация» активности видов происходит как за счет внедрения их в не свойственные им ценозы, так и за счет расширения площадей вторичных фитоценозов, в которых вид коренного ценоза удерживает свои позиции.

Важная в теоретическом и практическом отношениях проблема активности видов, возникшая на современном этапе отечественных ботанико-географических исследований, открывает перспективы в изучении более глубоких закономерностей организации растительного покрова, составлении прогнозов его изменения, создания искусственных фитоценозов, рационального экологически обоснованного использования запасов лекарственных и других растений, а также охраны видов и растительных сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. Л., Наука. — Быков Б. А. (1966). Проблема эдификаторов растительного покрова. Бот. ж., 51, 9. — Быков Б. А. (1967). Геоботаническая терминология. Алма-Ата, Наука. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. М., Мир. — Дубинин Н. П. (1966). Эволюция популяций и радиация. М., Атомиздат. — Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. (1967). Генетика популяций и селекция. М., Наука. — Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., Наука. — Катенин А. Е. (1974). Геоботанические исследования на Чукотке. Бот. ж., 59, 11. — Клеопов Ю. Д. (1931). До історії рослинного вкриття України. В кн.: Четвертинний період. 1—2, Київ, ВУАН. — Куваев В. Б. (1965). Понятие голо- и ценоареала на примере некоторых лекарственных растений. Бот. ж., 50, 8. — Кун Т. (1977). Структура научных революций. М., Прогресс. — Лавренко Е. М. (1930). Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем. Журн. Русск. бот. общ., 15, 4. — Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. В кн.: Растительность СССР. 1. М; Л., Наука. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн.: Полевая геоботаника. 1. Л., Наука. — Липшиц С. Ю. (1977). Некоторые мысли о реликтах. В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., Наука. — Майр Э. (1974). Популяции, виды и эволюция. М., Мир. — Малышев Л. И. (1973). Флористическое районирование на основе количественных признаков. Бот. ж., 58, 11. — Марков М. В. (1958). О доминантах фитоценоза по работам советских геоботаников. Бот. ж., 43, 4. — Миркин Б. М., Розенберг Г. С. (1978). Фитоценология. Принципы и методы. Л., Наука. — Ниценко А. А. (1965). О фитоценотипах. Бот. ж., 50, 6. — Овчинников П. Н. (1955). Основные направления видообразования в связи с происхождением типов растительности. Тр. АН ТаджССР, 31. — Рубцов Н. И. (1959). Краткий обзор эндемов флоры Крыма. Тр. Гос. Никит. бот. сада, 29. — Тахтаджян А. Л. (1966). Основные фитохории позднего мела и палеоцена на территории СССР и сопредельных стран. Бот. ж., 51, 9. — Тимофеев-Рессовский Н. В. Яблоков А. В., Глотов Н. В. (1973). Очерк учения о популяции. М., Наука. — Фрей Т. Э.-А. (1966). Некоторые аспекты фитоценотической значимости вида в растительном сообществе. Бот. ж., 51, 8. — Чопик В. И. (1978). Редкие и исчезающие растения Украины. Киев, Наукова думка. — Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1968а). Класифікація фітоценотипів. Укр. бот. ж., 25, 4. — Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1968б). Популяційні фітоценотипні частини ареалів дуба звичайного (*Quercus robur* L.) та липи серцелистої (*Tilia cordata* Mill.). Укр. бот. ж., 25, 2. — Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1969). Проблема фитоценотипов. Бот. ж., 54, 7. — Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1974). Ліси формації дуба звичайного на території України та їх еволюція. Київ, Наукова думка. — Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П. (1978а). Очерк флоры и растительности Ялтинского горно-лесного государственного заповедника. 1. Растительность. Бот. ж., 63, 9. — Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П. (1978б). Очерк флоры и растительности

Ялтинского горно-лесного государственного заповедника. 2. Флора. Бот. ж., 63, 10. — Шмальгаузен И. И. (1961). Интеграция биологических систем и их саморегуляция. Бюл. МОИП, отд. биол., 66, 2 — Юрцев Б. А. (1961). К характеристике подзоны северотаежных лиственничников западной части бассейна р. Яны. В кн.: Материалы по растит. Якутии. Л., Наука. — Юрцев Б. А. (1965). Ботанико-географический анализ растительности и флоры горного узла Сунтар-Хаята (Верхояно-Колымская горная страна). Автореф. дис. Л. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Л., Наука. — Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. (1978). Флористическое ограничение и разделение Арктики. В кн.: Арктическая флористическая область. Л., Наука. — Billings W. D. (1965). Plants and the ecosystem. Fundamentals of Botany Series. London, Macmillen. — Curtis J. T., McIntosh R. P. (1951). An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. Ecology, 32. — Daubenmire R. F. (1962). Plants and environment. A textbook of plant autecology. John Wiley and Sons. — Daubenmire R. F. (1968). Plant communities. A textbook of plant synecology. N. Y., Harper and Row. — Ellenberg H. (1953). Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 65. — Ellenberg H. (1968). Wege der Geobotanik zum Verstandnis der Pflanzendecke. Naturwis., 55. — Goodal D. W. (1953). Objective methods for the classification of vegetation: 1. The use of positive interspecific correlation. Austral. J. Bot., 1. — Knapp R. (1954). Experimentalle Soziologie der höheren Pflanzen. Stuttgart, Eugen Ulmer. Knapp R. (1971). Einführung in die Pflanzensoziologie. Stuttgart, Eugen Ulmer. — Mueller-Dombois D., Ellenberg H. (1974). Aims and Methods of vegetation ecology. N. Y. etc., John Wiley and Sons. — Oosting H. J. (1956). The study of plant communities. An introduction to plant ecology. 2nd. ed. San Francisco—London, W. H. Freeman and Co. — Whittaker R. H. (1954). Plant populations and the basis of plant indication. Angew. Pflanzensoziol. Festschr. Aiching., 1. — Whittaker R. H. (1962). Classification of natural communities. Bot. Rev., 28. — Whittaker R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. Taxon, 21.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 27 III 1980.

SUMMARY

Activity of the species is defined as a measure of its flourishing in the coenosis. The amount of the activity is established by three components: the breadth of the ecologo-coenotical amplitude, the degree of constancy and the degree of coverage in the coenosis. According to the amount of activity the species are divided into especially active, highly active, average active, the species of low activity and non-active species. The examples of the progressive, flourishing, relict and extinction degrees of the species activity in the regional, temporal, phytocoenotical and local aspects have been cited. An analysis of the regularities of the quantitative distribution of species according to the activity and its components has been given for the flora of the Yalta reservation and its florocoenotical complexes. The dominant species of the Yalta flora are the species of average and low activity and non-active species with the stenotopic and hemistenotopic phytocoenocycle, which by the degree of constancy and of coverage belong to the first class.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.33 (477)

Т. Л. Андриенко, С. Ю. Попович, Ю. Р. Шеляг-Сосонко

ВИСЯЧИЕ БОЛОТА УКРАИНСКИХ КАРПАТ

T. L. ANDRIENKO, S. JU. POPOVICH, JU. R. SHELYAG-SOSONKO. SLOPE BOGS OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

Характеризуются висячие (склоновые) болота Украинских Карпат, размещающиеся у выходов ключей и по ручьям на пологих склонах в верхнем лесном поясе и полосе редколесья. На них преобладают евтрофные осоково-гипновые, пушицево-гипновые и хвощево-гипновые ценозы, характеризующиеся сходством видового состава, быстрой сменой доминантов, пестротой и полидоминантностью мохового покрова. Освещаются сходство и различие флористического состава равнинных и горных евтрофных болот, а также особенности висячих болот в различных регионах Карпат.

Висячие, или склоновые, болота развиваются на горных склонах у выхода на поверхность ключевых вод, либо водоносных горизонтов. Они особенно характерны для горных систем. В Украинских Карпатах висячие болота, связанные с выходом ключей на горных склонах, — самый распространенный тип болот. Их количество исчисляется здесь сотнями, однако размеры их невелики, чаще всего они имеют вид пятен или полос по долинкам горных ручьев, торфяные залежи их неглубоки (не превышают 1 м) либо совсем отсутствуют, поэтому внимание исследователей всегда больше привлекали котловинные болота Карпат лесного и субальпийского поясов, значительно большие по площади, имеющие глубокие торфяные залежи и служившие базой для изучения истории флоры и растительности этого региона.

Сведения о висячих болотах Украинских Карпат, имеющиеся в литературе, разрозненны, неполны и касаются болот отдельных районов — Верхне-Днестровских Бескид (Шеляг-Сосонко, 1965), Чивчинских и Гринявских гор (Горбик, Андрієнко, 1969, Брадіс, 1969а), долины р. Теребли (Андрієнко, Попович, 1981). Общей характеристики висячих болот Карпат в литературе нет, поэтому авторы данной статьи, изучавшие висячие болота в разных частях Карпат, решили дать общий очерк геоморфологических особенностей, растительности и флоры этих интересных и разнообразных во флористическом и фитоценотическом отношении болот, несмотря на их небольшие размеры. На висячих болотах произрастают редкие и малораспространенные виды. Эти болота, расположенные в разных частях Украинских Карпат, имеют ряд общих черт, но вместе с тем им свойственны и специфические особенности в разных регионах, что связано с характером геоморфологического строения и почвенного покрова.

Природные условия Украинских Карпат достаточно полно освещены в литературе. Не останавливаясь на них, отметим лишь, что для образования на этой территории болот вообще, и висячих в частности, наибольшее значение имеет обилие осадков (от 600—700 мм в предгорьях, до 1500—1600 — на вершинах хребтов в юго-восточной, наиболее возвышенной части) и наличие очень густой гидрографической сети (1.1 км/км^2). Значительную роль в образовании висячих болот играет геологическое строение хребтов. Так, они совсем отсутствуют в Горганах, где в высокогорьях господствуют острые гребни с каменистыми осыпями на склонах.

В своем образовании и развитии висячие болота связаны с определенными

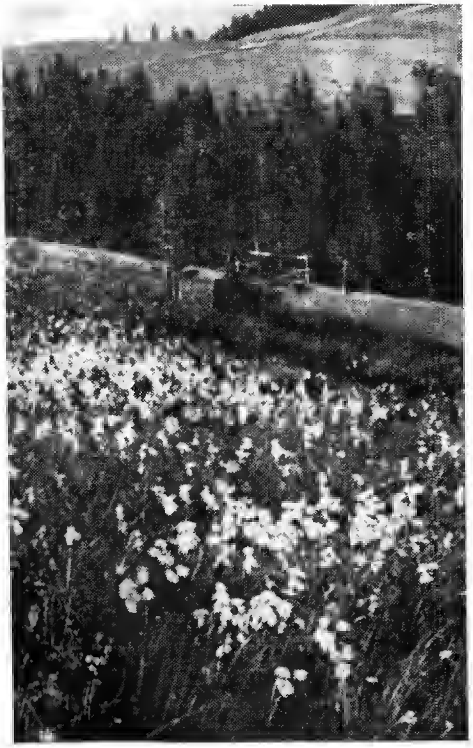


Рис. 1. Общий вид висячего болота в полосе редколесья на горе Чивчин в Чивчинских горах. (Фот. В. П. Горбика).

высотными поясами растительного покрова, среди которых выделяются предгорный (до 450—550 м над ур. м.) с преобладанием дубовых, дубово-грабовых, буковых лесов, нижний лесной (до 1000 м) — с преобладанием буковых лесов, верхний лесной (от 950 до 1400 м над ур. м. на северо-восточном макросклоне и от 1200 до 1650 — на юго-западном) — с преобладанием еловых лесов, а также субальпийский и альпийский — выше границы леса. Растительность субальпийского пояса представлена зарослями криволесья, кустарничков, а также белоусовыми лугами. Альпийский пояс выражен фрагментарно на самих высоких массивах, в нем преобладают альпийские луга и несформированные сообщества, характерные для скал и осыпей.

Висячие болота чаще всего встречаются в полосе редколесья, формирующейся на границе лесного и субальпийского поясов (рис. 1), и в верхнем лесном поясе в диапазоне высот от 900 до 1600 м над ур. м. Реже они встречаются в нижнем лесном и в нижней части субальпийского поясов. Для высокогорий Карпат в целом этот тип болот не характерен, здесь преобладают цирковые котловинные болота.

Висячие болота Украинских Карпат образуются на склонах в местах выходов грунтовых вод в днищах неглубоких жолобинок, заполненных глинисто-щебнистыми отложениями. Часто они появляются в местах расширения долин ручьев, образуя при этом целые болотные комплексы, тянущиеся вдоль долин ручьев по склону (рис. 2). Их окружают обычно луговые, чаще всего белоусовые ценозы, иногда полосы редколесья или группы кустов, сохранившиеся после вырубки лесов, на месте которых часто возникают болота. Такие болотца имеют разный возраст и обычно различаются по своему растительному покрову. У подножий склонов образуются своеобразные болота. По своему характеру они отличаются от присклоновых болот, тянущихся лентами вдоль склонов (Андриенко, 1974). Висячие болота чаще всего совсем не имеют торфяных залежей, но иногда сверху выражен слой торфа в 20—60 см либо слой торфянистой почвы. Максимальная торфяная залежь была отмечена на самом большом в Украинских Карпатах болоте на полонине Глистоватой в Гринявских горах (Брадіс, 1969а), где она достигала 1 м глубины.

Висячие болота встречаются и в других горных системах Европы, среди них преобладают ключевые. Как указывает Н. Я. Кац (1971), в среднем и нижнем поясах Альп и Предальп встречаются ключевые болота двух типов — висячие ключевые жестководные болота и ключевые болота с небольшим уклоном поверхности. Они различаются между собой по растительному покрову.

Наиболее близки к висячим болотам Украинских Карпат по геоморфологии и растительному покрову болота, описанные B. Pawłowski с соавторами (1960) в горной части территории Польши, на северном макросклоне Татр и Подтатр. Авторы указывают, что образование этих болот связано с выходами грунтовых вод и их разливом. Такие болота занимают понижения на склонах крутизной 5—15°, поэтому воды, питающие их, всегда находятся в движении. Расположены эти болота в лесном поясе на высоте 900—1000 м над ур. м.

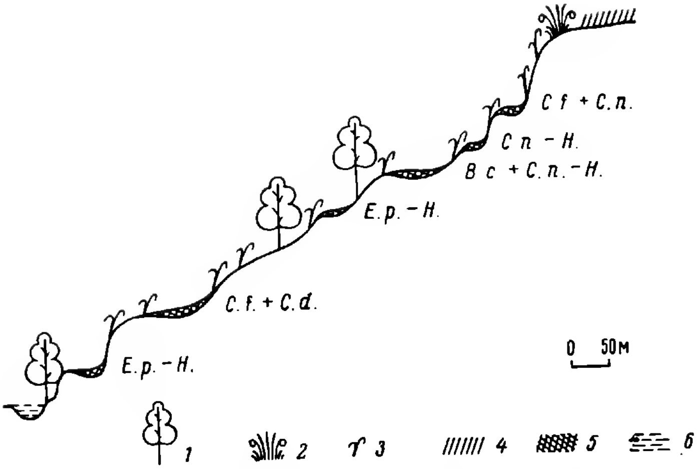


Рис. 2. Схема размещения висячих болот на юго-восточном склоне г. Плантыш (Приводораздельные Горганы) в долине р. Теребли (750 м над ур. м.).

C. f.+*C. n.* — Carex flava+C. nigra, *C. n.*—*H.* — Carex nigra — Hyphales, *B. c.*+*C. n.* — *H.* — Blysmus compressus+Carex nigra — Hypnales, *E. p.*—*H.* — Eleocharis palustris — Hypnales, *C. f.*+*C. d.* — Carex flava+C. distans, *E. p.*—*H.* — Equisetum palustre — Hypnales.
1 — *Alnus incana*, *2* — *Corylus avellana*, *3* — мелкозлаковые луга, *4* — агроценозы, *5* — висячие болота, *6* — ручей.

На Кавказе висячие ключевые болота имеются в субальпийском (изредка в альпийском) и верхнем лесном поясах (Панютин, 1942; Мулкиджанян и др., 1962; Кимеридзе, 1962, 1963; Барсегян, 1966). А. М. Барсегян считает их основным типом болот высокогорья Армении. Висячие ключевые болота Кавказа имеют большое сходство с висячими болотами Украинских Карпат как по размещению в рельефе, так и по общему характеру растительного покрова. Различия между ними состоят в основном во флористическом составе сообществ (Андрієнко, 1972).

В высокогорьях (альпийском и субальпийском поясах) Альп и Кавказа встречаются также висячие сфагновые болота атмосферного питания, формирующиеся на склонах в зарослях кустарников и криволесья с маломощной торфяной залежью. Подобные сфагновые висячие болота описаны в ряде горных систем А. А. Генкелем и Е. И. Осташевой (1933) на горе Яман-Тау на Южном Урале, С. Петровым (1956) — в Болгарии на горе Витоша на высоте 1600—2200 м над ур. м. H. Steffen (1922) среди висячих болот Северной Германии выделяет ключевые висячие болота (Quellmoorhang), вытянутые вниз по склонам гор, образующиеся у мест выхода ключей, и висячие болота (Gehängemoor) на местах выхода водоносных горизонтов без участия ключей, обычно со сфагновыми мхами.

В относительно невысоких Украинских Карпатах висячие сфагновые болота отсутствуют, все имеющиеся висячие болота относятся к ключевым. Жестководных болот со специфической растительностью, подобных альпийским, среди них тоже нет. Это связано с геологическим строением Украинских Карпат, где преобладают флиши (глинистые сланцы и песчаники), а карбонатные породы имеют очень ограниченное распространение.

Растительность висячих болот Украинских Карпат относится к евтрофному типу; по классификации Е. М. Брадис (Брадіс, 1969б), на них преобладают ценозы травяно-моховой группы формаций, относящиеся преимущественно к осоково-гипновой формации, встречаются также ценозы пушицево-гипновой и хвощево-гипновой формаций. Очень редко встречаются тростниково-гипновые ценозы. Травяная группа формаций почти не представлена, чаще встречаются участки с разреженным покровом из гипновых мхов. Хотя висячие болота по своим размерам невелики, им свойственна мозаичность растительного покрова — даже на участках в несколько десятков или сотен квадратных метров могут быть представлены в виде пятен или лент сообщества разных фор-

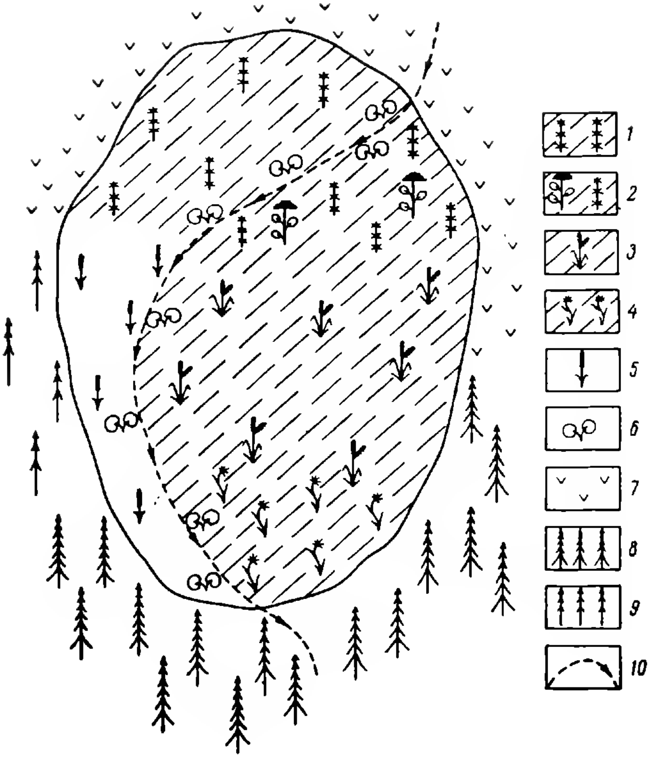


Рис. 3. Картосхема растительного покрова висячего болота на полонине Мокрын в Чивчинских горах (1470 м над ур. м.).

Ассоциации: *1* — Equisetum palustre-Hypnales, *2* — Equisetum palustre-Valeriana simplicifolia-Hypnales, *3* — Carex paniculata—Hypnales, *4* — Eriophorum latifolium—Hypnales, *5* — Blysmus compressus; *6* — заросли *Caltha palustris* по ручью, *7* — луг с преобладанием *Nardus stricta*, *8* — еловый лес, *9* — еловое редколесье, *10* — ручей.

маций, размещающиеся в зависимости от положения болота на склоне, микрорельефа и расположения водотока (рис. 3, 4). Реже всю площадь висячего болота занимает сообщество какой-либо одной формации. По сравнению с равнинными болотами растительность карпатских висячих болот характеризуется более ярко выраженными процессами синценогенеза, которые в горах протекают значительно быстрее, поэтому обычным явлением для висячих болот Карпат является быстрая смена доминантов на них.

В растительном покрове висячих болот Карпат преобладают ценозы осоково-гипновой формации, преимущественно корневищно-осоково-гипновые, реже — кочкарно-осоково-гипновые. Доминантами корневищно-осоково-гипновых ценозов являются чаще всего мелкие осоки — обычно *Carex nigra* (L.) Reichard,[1] *C. flava* L., реже — другие виды осок (рис. 4). Ценозы мелких осок характерны для центральных частей висячих болот, располагающихся чаще на верхних частях склонов. Увлажнение участков умеренное, слой оторфованной почвы достигает 10—20 см. Травостой этих участков среднегустой (65—75%), в нем нечетко выявлены 2—3 подъяруса. Первый разреженный подъярус высотой 35—40 см образуют обычно пушицы — *Eriophorum latifolium* Hoppe, *E. polystachion* L., а также иногда *Lythrum salicaria* L., *Carex distans* L. Основной подъярус высотой 20—25 см образован доминантами *C. nigra* либо *C. flava*, участие которых достигает 30—40%. Иногда содоминируют оба вида. С покрытием 1—5% встречаются *Juncus articulatus* L., *Prunella vulgaris* L., *Valeriana simplicifolia* (Reichenb.) Kabath, *Caltha palustris* L., единично — *Equisetum palustre* L., *Myosotis palustris* (L.) L., *Linum catharticum* L., *Sagina nodosa* (L.) Fenzl, *Dacty-*

---

[1] Названия сосудистых растений приводятся по С. К. Черепанову (1981), лиственных мхов — по В. М. Мельничуку (1970), сфагновых — по Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1970).

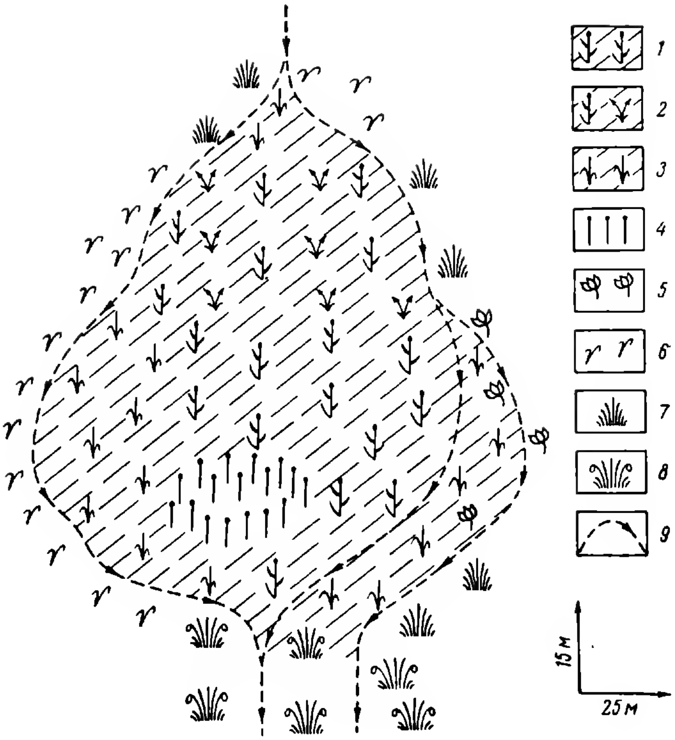


Рис. 4. Картосхема растительного покрова висячего болота в долине р. Теребли в Приводораздельных Горганах (700 м над ур. м.).

Ассоциации: 1 — Carex nigra—Hypnales, 2 — Carex nigra — C. flava—Hypnales, 3 — Carex rostrata—Hypnales, 4 — Scirpus sylvaticus, 5 — заросли *Menyanthes trifoliata*, 6 — мелкозлаковый луг, 7 — кусты *Salix cinerea*, 8 — кусты *Corylus avellana* на месте сведенного леса, 9 — ручей.

lorhiza fuchsii (Druce) Soó, *Crepis paludosa* (L.) Moench, *Lysimachia nummularia* L. и др. Покрытие мхов колеблется от 45 до 85%. Характерной чертой мохового покрова висячих болот является его пестрота и полидоминантность. В нем на отдельных участках преобладают *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske, *Cratoneurum filicinum* (Hedw.) Roth, *Drepanocladus revolvens* (C. Müll.) Warnst., *D. exannulatus* (Gümb.) Warnst., *D. fluitans* (Hedw.) Warnst., *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid., как примесь встречаются *Dicranum majus* Sm., *Drepanocladus sendtneri* (Schimp.) Warnst., *Campylium stellatum* (Hedw.) Lange et C. Jens., *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *Aulacomnium palustre* (Web. et Mohr) Schwägr. На повышениях обитают лесные мхи — *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. и др.

Из других осоково-гипновых ценозов фрагментарно отмечаются ассоциация Carex rostrata—Hypnales и редкая для Украинских Карпат ассоциация Carex distans—Hypnales. Ценозы первой ассоциации встречаются у водотоков на тех участках висячих болот, где уклон минимальный — 1—5%, поверхность почти ровная и вода застаивается (рис. 4). Травостой в таких местах более густой (80%) и высокий (основной ярус до 60 см). *Carex rostrata* Stokes (45—50%) формирует основной первый подъярус, в нем встречаются также *Polygonum bistorta* L., *Crepis paludosa*. Во втором подъярусе преобладает *Caltha palustris*, встречаются *Carex cinerea* Poll., *Epilobium palustre* L., *Myosotis palustris*, *Cardamine pratensis* L. В моховом покрове преобладает растущий при большом увлажнении *Philonotis fontana*, встречаются *Calliergonella cuspidata*, *Mnium rugicum* Laur. emend. Tuom. На таком участке был обнаружен редкий вид бриофлоры Украины — *Bryum schleicheri* Schwägr., растущий по горным ключам.

Carex distans, обычный для равнинной части УССР вид, произрастающий на болотах с небольшим засолением почв, в Карпатах встречается очень редко. Ценозы с преобладанием этого вида были описаны лишь в Водораздельно-Верховинской области, в долине р. Теребли. Они преобладали на участках с небольшим увлажнением, без слоя оторфованной почвы. По своему флористическому составу такие ценозы близки к луговым группировкам. Довольно густой (80%) травостой дифференцирован на два подъяруса. Верхний подъярус высотой 40—45 см формирует *Carex distans* (25—30%) с примесью *Festuca pratensis* Huds., *Agrostis canina* L. В более густом нижнем подъярусе высотой 15—20 см преобладает содоминант *Carex flava* (30—40%), с покрытием 1—5% отмечены *Juncus articulatus*, *J. atratus* Krock., *Equisetum palustre*, *Potentilla reptans* L., единично встречаются *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *Prunella vulgaris*, *Leontodon autumnalis* L., *Epipactis palustris* (L.) Crantz и др. Моховой покров иногда бывает разрежен.

С осоковыми сообществами обычно соседствуют пушицево-осоковые и пушицево-осоково-гипновые ценозы, очень характерные для висячих болот Карпат. Они занимают более увлажненные участки (рис. 3) и выделяются своеобразным аспектом на фоне окружающих белоусовых лугов (рис. 4). Отмечен ряд ассоциаций с преобладанием *Eriophorum latifolium* и *E. polystachion*: E. latifolium—Carex flava—Hypnales, Eriophorum polystachion—Menyanthes trifoliata—Hypnales, Eriophorum polystachion—Hypnales и др. Общий характер их ценозов сходен. Увлажнение участков значительное, вода в понижениях обычно стоит на поверхности. В верхнем оторфованном слое почвы имеются охристые соединения. Среднегустой (50—60%) травостой обычно дифференцирован на 2—3 подъяруса. Верхний подъярус высотой 40—45 см образует доминант *Eriophorum latifolium* или *E. polystachion* (20—25%), единично встречаются *Crepis paludosa*, *Holcus mollis* L., *Briza media* L. Во втором подъярусе обычно преобладают содоминанты — мелкие осоки *Carex flava* или *C. nigra* (25—40%), единично встречаются *C. cinerea*, *C. echinata* Murr., обычными компонентами его являются *Prunella vulgaris*, *Myosotis palustris*, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Juncus articulatus*. *Parnassia palustris* L. В третьем разреженном ярусе встречаются *Caltha palustris*, *Cardamine pratensis*,, *Lysimachia nummularia*. Моховой покров обычно густой (60—75%), однако на некоторых участках покрытие мхов падает до 20—30%. Как и в осоково-гипновых ценозах, он характеризуется многокомпонентностью и полидоминантностью, которые здесь еще более возрастают в связи с увеличением увлажнения. Кроме вышеназванных видов, встречаются *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Mönk., *Thuidium philibertii* Limpr., иногда преобладает *Breidleria arcuata* (Lindb.) Loeske, произрастает ряд печеночных мхов: *Chiloscyphus polyanthus* (L.) Corda, *Ch. fragilis* (Roth) Schiffn., *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum.

Кочкарно-осоково-гипновые ценозы являются по сравнению с предыдущими более сформированными сообществами висячих болот. Они представлены формацией Cariceta paniculatae—Hypnales. *Carex paniculata* L. — средиземноморско-среднеевропейский вид, находящийся на территории УССР на юго-восточной границе своего ареала, относится к редким видам флоры болот Украины и на равнинной части УССР встречается спорадически. В Украинских Карпатах этот вид имеет локальное распространение в юго-восточной части — в Чивчинских и Гриниевских горах, иногда на Свидовце. *Carex paniculata* чаще образует монодоминантные ценозы с гипновым покровом, реже — с содоминированием мелких осок, в основном *Carex flava*. Они приурочены к центральным, несильно увлажненным частям висячих болот (рис. 3) с хорошо выраженным слоем оторфованной почвы (20—40 см), иногда со слоем торфа до 60—80 см глубиной. Травостой этих ценозов густой — 90—95% — и довольно высокий — до 90 см. *Carex paniculata* имеет в монодоминантных ценозах покрытие 80—95%, а в полидоминантных с содоминированием осок — 25—40% и образует верхний ярус. В нем встречаются также *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Juncus effusus* L., *Cynosurus cristatus* L. Второй подъярус обычно образуют осоки, чаще других — *Carex flava*, иногда вместе с *C. rostrata* и *C. vesicaria* L. Покрытие их колеблется от 10 до 30%. В этом ярусе обычны также *Crepis paludosa*, *Prunella vulgaris*, *Carex pallescens* L., *Potentilla erecta*. Иногда в этих ценозах встречаются горные среднеевропейские виды *Swertia perennis*

L., *Allium sibiricum*, L., *Senecio subalpinus* Koch, *Hieracium aurantiacum* L. Моховой покров обычно более густой в тех сообществах, где *Carex paniculata* содоминирует с другими видами осок (40—70%). В монодоминантных ценозах плотные кочки осоки не дают возможности значительно развиться моховому покрову и его покрытие составляет лишь 10—30%. Преобладают обычно *Calliergonella cuspidata*, *Cratoneurum filicinum* с примесью *Climacium dendroides* Web. et Mohr, *Breidleria arcuata*, *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. B.

Хвощево-гипновые ценозы довольно часто встречаются на висячих болотах Карпат и характерны для ранних стадий их образования. Они размещаются преимущественно в нижних частях склонов на обводненных участках близ водотоков без торфянистого слоя иа поверхности почвы (рис. 3). Мхи в этих ценозах нроизрастают на жидком минеральном субстрате в полупогруженном состоянии. Хвощево-гипновые ценозы формирует *Equisetum palustre*, иногда содоминируют *Carex nigra*, *Caltha palustris*. Травостой ценозов среднегустой (45—70%), дифференцирован на два подъяруса. Разреженный верхний подъярус образуют *Eriophorum polystachion*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca pratensis*, *Lythrum salicaria*, *Cirsium rivulare* (Jacq.) All. Во втором, основном подъярусе преобладает *Equisetum palustre* (25—60%), иногда с ним содоминируют *Carex nigra* или *Caltha palustris* с покрытием 20—25%. Обычными компонентами этого подъяруса являются *Carex flava*, *Myosotis palustris*, *Crepis paludosa*, *Juncus articulatus*. Моховой покров хвощево-гипновых ценозов довольно густой (70—90%). В нем преобладают *Calliergonella cuspidata*, *Cratoneurum filicinum*, *Philonotis fontana*, *Drepanocladus revolvens* с примесью других видов мхов.

Кроме вышеописанных основных ценозов висячих болот, отмечены также некоторые малораспространенные группировки с преобладанием *Scirpus sylvaticus* L., *Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link (рис. 3, 4), встречающиеся отдельными пятнами. Особого упоминания заслуживают редкие в Украинских Карпатах тростниково-гипновые ценозы, описанные на висячих болотах в долине р. Теребли. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., обычный доминант равнинных болот, в горы поднимается очень редко, отмечен лишь в нескольких пунктах лесного пояса, еще реже он образует ценозы, в долине р. Теребли произрастает на недавно образовавшемся без слоя оторфованной почвы болоте у подножья склона. В нижнем подъярусе этого ценоза преобладает *Equisetum palustre*, как ассектаторы выступают *Carex flava*, *Juncus articulatus*, *J. inflexus* L., *Ranunculus repens* L. и др. Моховой покров образует *Calliergonella cuspidata* с примесью некоторых других видов.

Как уже отмечалось, растительность описанных болот находится на разных стадиях своего формирования. Начальные стадии образования болот представляют собой несформировавшиеся заросли болотных видов, покрывающие еще не разработанные долины ручьев. Они образованы преимущественно *Menyanthes trifoliata* L., *Caltha palustris*, *Juncus inflexus*, *Scirpus sylvaticus*. Водотоки часто затянуты дерновинками мхов *Philonotis fontana*, *Calliergonella cuspidata*, иногда — *Calliergon giganteum*, *Bryum schleicheri*.

Формирование болотного травостоя начинается с появления зарослей хвоща, в которых постепенно формируются моховой покров и второй подъярус травостоя из видов разнотравья и мелких осок. С уменьшением обводнения, появлением слоя оторфовевшей почвы хвощово-осоково-гипновые ценозы сменяются осоково-гипновыми вначале с преобладанием корневищных осок, затем кочкарной *Carex paniculata*. В последних еще долго сохраняется второй подъярус из мелких корневищных осок. На более увлажненных участках развиваются пушицево-гипновые и пушицево-осоково-гипновые ценозы. Наиболее сформированными из ценозов висячих болот являются кочкарно-осоковые из *Carex paniculata*, они же характеризуются наибольшим флористическим богатством. На большей части Украинских Карпат эти ценозы отсутствуют, а ценозы мелких осок вследствие уменьшения увлажнения и инвазии злаков постепенно трансформируются в торфянистые луга. Болота с преобладанием *Carex distans* имеют уже близкий к лугам характер. Все исследованные авторами висячие болота Карпат находились в евтрофной стадии, лишь на периферических частях некоторых из них отмечались куртинки сфагновых мхов и некоторые олиготрофные виды (*Drosera rotundifolia* L.). Вследствие того, что болота питаются проточными водами, а при затухании этого процесса постепенно трансформируются в сообщества, близкие к окружающим их лугам, развитие мезотрофных ценозов на них затруднено.

Во флористическом отношении висячие болота характеризуются значительным сходством видового состава. Преобладание в их травостое того или иного вида обусловлено микроэкологическими условиями, главным образом увлажнением и крутизной склона. Часто встречаются ценозы, где доминанты разных формаций «накладываются» друг на друга, образуя пушицево-осоковые сообщества, а также сообщества корневищных и кочкарных осок. Эти же особенности свойственны и висячим болотам Татр, относящимся к ассоциации Valeriano—Caricetum (Pawlowski et al., 1960). По данным польских авторов, растительность данной ассоциации характеризуется большой изменчивостью. На отдельных участках ее доминируют разные виды, среди них *Valeriana simplicifolia*, *Carex paniculata*, *C. rostrata*, *Equisetum palustre*, выступающие как доминанты на висячих болотах Украинских Карпат, а также отсутствующие на последних *Carex davalliana* Smith и *C. dioica* L. На некоторых участках не наблюдается явного преобладания какого-то одного вида, что отмечалось и нами, моховой покров характеризуется вариабельностью и разнообразием.

Флора висячих болот Украинских Карпат довольно богата. Она представлена 150 видами сосудистых растений (половина видового состава флоры болот Украины) и 35 видами гипновых и печеночных мхов. Для сравнения укажем, что вышеупомянутые польские авторы для ассоциации Valeriano—Caricetum flavae в северной части Татр и Подтатр приводят 157 видов цветковых растений и 42 вида мхов. Преобладают в составе флоры обычные болотные виды, часто встречающиеся и доминирующие на равнинных болотах Украины (*Carex rostrata*, *C. flava*, *C. nigra*, *Caltha palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Juncus articulatus*, *Equisetum palustre*, *Scirpus sylvaticus* и многие другие). Однако в составе флоры висячих болот есть ряд видов, отсутствующих на равнинных болотах, либо встречающихся на равнине только в прилегающих к Карпатам областях: *Valeriana simplicifolia*, *Allium sibiricum*, *Swertia perennis*, *Euphrasia rostkoviana* Hayne, *Carex capillaris* L., а среди мхов — *Philonotis fontana*, *Cratoneurum filicinum*, *C. commutatum* (Hedw.) Roth, *Mnium punctatum* Hedw. Кроме того, на висячие болота заходит ряд горных, луговых и лесных видов — *Hieracium auranthiacum*, *Senecio subalpinus*, *Astrantia major* L., *Alchemilla subcrenata* Bus., *Euphrasia montana* Jord. и др., что также отличает флору этих болот от равнинных. В составе доминантов также есть ряд различий. На висячих болотах почти отсутствуют *Phragmites australis*, *Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. и др., образующие обычные на равнине высокотравные ценозы болот. Не выступают как доминанты и крайне редко встречаются такие обычные на равнине УССР болотные виды, как *Carex appropinquata* Schum., *C. acuta* L.,[2] *C. vesicaria*, совсем отсутствуют *C. omskiana* Meinsh. и *C. cespitosa* L. Некоторые виды болотного разнотравья, обычные на равнине, также встречаются редко, либо совсем отсутствуют — *Comarum palustre* L., *Calla palustris* L. Вместе с тем, как указывалось, в горах выступает в качестве доминанта редкий на равнине УССР вид *Carex paniculata*; значительно бóльшую роль, чем на болотах равнины, играют здесь мелкие осоки, особенно *Carex flava* и *C. nigra*.

На висячих болотах Украинских Карпат произрастает ряд редких для флоры Украины видов — *Swertia perennis*, *Allium sibiricum*, *Carex capillaris*, *C. atherodes* Spreng., *C. buxbaumii* Wahlenb., а среди мхов — *Dicranella squarrosa* (Starke) Schimp., *Bryum schleicheri*, *Chiloscyphus fragilis*, а также виды, редкие для флоры Карпат, и орхидные (*Dactylorhiza fuchsii*, *D. maculata*, *Epipactis palustris*, *Traunsteinera globosa* (L.) Reichenb., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. и др.), занесенные в «Красную книгу Украинской ССР».

В составе флоры висячих болот преобладают виды семейств *Cyperaceae*, *Poaceae* и *Asteraceae*. Значительное участие видов сем. *Poaceae* объясняется их проникновением из окружающих болота лугов (*Festuca pratensis*, *F. rubra*

---

[2] Представленная формой, ранее рассматриваемой в ранге вида, — *Carex graciliformis* V. Krecz.

L., *Briza media*, *Cynosurus cristatus* и др.). Этому благоприятствуют небольшие размеры висячих болот, вариабельность их экологических условий, в первую очередь увлажнения, а также отсутствие в большинстве случаев торфяной залежи. На микроповышения иногда проникают лесные виды как цветковых, так и мхов (*Astrantia major* L., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bryol. eur., *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Eurhynchium striatum* (Hedw.) Schimp. и некоторые другие), что также увеличивает флористическую насыщенность сообществ висячих болот.

Наряду с общими чертами, свойственными висячим болотам на всей территории Украинских Карпат, — небольшими размерами, почти полным отсутствием слоя торфа, пестротой и полидоминантностью мохового покрова, преобладанием осоково-гипновых и пушицево-гипновых ценозов — для болот разных частей Карпат характерны и региональные различия. К ним относятся расположение болот в рельефе, особенности водного режима и связанные с этим особенности растительного покрова. Так, размещение висячих болот в лесном поясе амфитеатром свойственно территориям, которые в значительной мере обезлесены — например Полонинскому хребту, Водораздельно-Верховинской области. В более облесенных районах, например в Чивчинских и Гринявских горах, эти болота встречаются локально в верхней части лесного пояса, на границе с субальпийским (рис. 3). В юго-восточной части — Чивчинских и Гринявских горах, как указывалось, преобладают ценозы формации Cariceta paniculatae в комплексе с пушицево-гипновыми. Болота этой территории отличаются наибольшим флористическим богатством, именно на них отмечена бо́льшая часть редких видов. На болотах Черногоры (Kozij, 1934), а также в Водораздельно-Верховинской области преобладают ценозы мелких осок *Carex nigra* и *C. flava*, причем в Водораздельно-Верховинской области участие *C. flava* больше, чем на Черногоре. На болотах Верхне-Днестровских Бескид преобладают хвощево-гипновые ценозы, значительно реже встречаются пушицево-гипновые и корневищно-осоково-гипновые, что свидетельствует об их сравнительно недавнем возникновении. Флора их более бедна, чем болот других регионов.

Висячие болота — естественные образования природы. Однако до активного антропогенного воздействия на природу Карпат они занимали небольшие площади, размещаясь в полосе редколесья, где эдификаторная роль деревьев ослаблена, а также на полонинах. Вырубка лесов способствовала увеличению площадей висячих болот вследствие того, что грунтовые воды во многих местах выходят на поверхность из-за нарушения их подземного стока. На обезлесенных склонах гор местами образовались целые каскады висячих болот.

Карпатские висячие болота — своеобразные природные образования, являющиеся местами произрастания многих редких видов сосудистых растений и мхов. Окруженные пастбищами, они часто страдают от выпаса, в связи с чем нуждаются в охране. В настоящее время охраняется только наибольшее из них, находящееся на полонине Глистоватой в Гринявских горах («Висячее болото»). На нем сохраняются специфические ценозы висячих болот юго-восточной части Карпат. Кроме него, целесообразно взять под охрану и некоторые наиболее ценные болота в других частях Украинских Карпат, а именно на горе Плантыш в долине р. Теребли (Межгорский р-н Закарпатской обл.), где произрастает ряд редких видов и хорошо сохранились типичные для висячих болот сообщества.

ЛИТЕРАТУРА

Андрієнко Т. Л. (1972). Порівняльна характеристика рослинності гірських боліт Українських Карпат і Кавказу. Укр. бот. ж., 29, 6. — Андриенко Т. Л. (1974). Типы болот Украинских Карпат. В кн.: Типы болот СССР и принципы их классификации. Л., Наука. — Андрієнко Т. Л., Попович С. Ю. (1981). Висячі болота Українських Карпат в долині р. Тереблі. Укр. бот. ж., 38, 5. — Барсегян А. М. (1966). К познанию водно-болотной флоры и растительности горных районов Армении. Бот. ж., 51, 9. — Брадіс Є. М. (1969а). Осоки полонини Глистуватої в Гринявських горах. Укр. бот. ж., 26, 3. — Брадіс Є. М. (1969б). Класифікація рослинності боліт УРСР. В кн.: Брадіс Є. М., Бачурина Г. Ф. Рослинність УРСР. Болота. Киев, Наукова думка. — Генкель А. А., Осташева Е. И. (1933). Висячие болота окрестностей горы Яман-Тау на Южном Урале. Изв. Пермск. биол. н.-и. инст., 8, 6—8. — Горбик В. П., Андрієнко Т. Л. (1969). Болота Чивчин. Укр. бот. ж., 26, 3. — Кац Н. Я. (1971). Болота земного шара. М., Наука. — Кимеридзе К. Р. (1962). К геоботаническому изучению одного типа висячих торфяников на Большом Кавказе. Тр. Тбил. бот. инст., 22. — Кимеридзе К. Р. (1963). К изучению одного из типов альпийских осоковых болот на Большом Кавказе. Сообщ. АН ГССР, 30, 3. — Мельничук В. М. (1970). Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев, Наукова думка. — Мулкиджанян Я. И., Барсегян А. М., Асланян Ш. Г. (1962). Материалы к флоре и растительности висячих ключевых болот г. Чкнавор Мегринского района Армянской ССР. Изв. АН АрмССР (биол. науки), 15, 2. — Панютин М. С. (1942). Болота Колхиды. Бот. ж., 27, 5. — Петров С. (1956). Призворни торфовища и смърчовите гори на Витоша. Изв. на Бот. инст., 5, София. — Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. (1970). Определитель листостебельных мхов СССР (верхоплодные мхи). Л., Наука. — Черепанов С. К. (1981). Сосудистые растения СССР. Л., Наука. — Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1965). Рослинність боліт Верхньо-Дністровських Бескид. Укр. бот. ж., 22, 6. — Kozij G. (1934). Stratygrafja i typy florystyczne torfowisk Karpat Pokuckich. Pamiętnik Państw. Inst. Naukowego Gospodarstwa Wiejskiego w Pulawach, 15, 1. — Pawlowski B., Pawlowska S., Zarzycki K. (1960). Zespoly roślinne kośnych łąk polnocnej części Tatr i Podtatrza. Materialy floristyczne i geobotaniczne, 6, 2, Kraków. — Steffen H. (1922). Zur weiteren Kenntnis der Quellmoore des Preussischen Landrückens mit hauptsächlicher Berücksichtigung ihrer Vegetation. Bot. Arch., Bd. I, H. 5—6. Königsberg.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 20 III 1981.

РЕФ
БИОЛ
ГЕОГР
85

рус.

945—957

УДК 576.312.37 : 582.594.2

17

Л. В. Аверьянов, Е. Л. Аверьянова, А. Н. Лавренко

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОРХИДЕЙ (*ORCHIDACEAE*) ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

L. V. AVERYANOV, E. L. AVERYANOVA, A. N. LAVRENKO.

THE CARYOSISTEMATIC STUDY OF THE ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) OF THE PECHORO-ILYSHSKY RESERVATION

77 определений чисел хромосом у орхидей Печоро-Илычского государственного заповедника относятся к 6 видам и 4 родам сем. *Orchidaceae*. Новые для СССР анеуплоидные числа хромосом 2n=78 обнаружены для *Dactylorhiza maculata* и 2n=41 для *Coeloglossum viride*. В популяциях *D. maculata* и *Epipactis atrorubens* найдены триплоидные растения с 2n=60, для последнего вида такое число обнаружено впервые. Вид *D. maculata* представлен на изученной территории 40- и 80-хромосомными расами. Диплоиды и тетраплоиды имеют строго различную экологическую приуроченность и совместно не встречаются. Диплоидную расу *D. maculata*, произрастающую на территории заповедника, невозможно отождествить с близким к *D. maculata* диплоидным неморальным видом *D. fuchsii*. Число хромосом, полученное для *D. incarnata*, совпадает с приводимым в литературе.

Печоро-Илычский государственный заповедник находится в южной части Северного Урала на крайнем юго-востоке Коми АССР у границы между Европой и Азией (Коми АССР, Троицко-Печорский р-н). Флора этого района неоднократно привлекала внимание исследователей (Корчагин, 1940; Ланина, 1940 а, б; Боч, Василевич, 1976, 1980), однако ее кариологическое исследование, имеющее большое значение для выяснения происхождения отдельных таксонов, пока не проводилось.

Сем. *Orchidaceae* представлено на территории Печоро-Илычского заповедника 8 родами и 12 видами (Ланина, 1940а). В настоящей статье приводятся числа хромосом для 6 видов, относящихся к 4 родам этого семейства.

Материал для кариологического исследования был собран нами на территории Печоро-Илычского заповедника в 1979 г. во время экспедиции Коми филиала АН СССР (рис. 1). Фиксацию корней проводили в природных условиях фиксатором Навашина. Методика приготовления препаратов и подсчета хромосом описана ранее (Аверьянов, 1977). Цитируемые образцы хранятся в Гер-

Числа хромосом некоторых представителей сем. *Orchidaceae* Печоро-Илычского заповедника

№ популяции	Вид. Местонахождение и местообитание, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n
	Coeloglossum viride (L.) C. Hartm. (рис. 1, *а*; 2, *Б*)		
1	По левому берегу р. Илыч, в 7 км ниже устья р. Кожимъю, около 1 км в глубь водораздела, березовое редколесье на юго-западной окраине болота, *Betula pendula*, *Picea obovata*, *Salix phylicifolia*, *Ligularia sibirica*, *Polygonum bistorta*, зеленые мхи, 14 VII 1979, №№ 572—579	7 1	40 41
	Dactylorhiza incarnata (L.) Soó (рис. 1, *б*)		
1	По левому берегу р. Илыч, в 7 км ниже устья р. Кожимъю, около 1 км в глубь водораздела, осоково-сфагново-ерниковое болото, *Betula nana*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex limosa*, *C. rostrata*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, 14 VII 1979, №№ 556, 557, 559, 561—566, 568—570	12	40
	Dactylorhiza maculata (L.) Soó (рис. 1, *в—д*; 2, *В*)		
1	Правый берег р. Кожимъю (бассейн р. Илыч), около 20 км выше ее устья, разнотравный луг по берегу реки, *Trollius europaeus*, *Veratrum lobelianum*, *Anemone biarmiensis*, *Hedysarum arcticum*, *Sanguisorba officinalis*, *Alchemilla* sp., 9 VII 1979, №№ 545—555	11	40
2	Правый берег р. Илыч, в 5—6 км выше р. Укъю, пойменный разнотравный луг, *Salix* sp., *Angelica sylvestris*, *Ligularia sibirica*, *Alchemilla* sp., *Trollius europaeus*, 17 VII 1979, №№ 585—589	5	40
3	Правый берег р. Илыч, 3—4 км ниже устья р. Испередъю, пойменный луг по галечнику, *Alnus incana*, *Sanguisorba officinalis*, *Trifolium medium*, *Ranunculus polyanthemos*, *Allium schoenoprasum*, *Achillea millefolium*, 25 VII 1979, №№ 591—596	6	40
4	Около 15 км к юго-востоку от пос. Троицко-Печорска, сухая опушка чернично-зеленомошного соснового леса, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium myrtillus*, *Melampyrum pratense*, 2 VIII 1979, №№ 617, 618, 620	3	80
5	Водораздел по правому берегу р. Печоры, около 10—12 км к востоку от пос. Якша, кустарники в сосновом лесу по краю верхового сфагнового болота, *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Eriophorum vaginatum*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, 12 VIII 1979, №№ 629, 630, 632—638, 640—643	13	80
6	Кустарники в сосновом сфагновом лесу у пос. Якша, *Pinus sylvestris*, *Betula nana*, *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, *Carex magellanica*, *C. pauciflora*, *Eriophorum vaginatum*, 17 VIII 1979, №№ 644—647	3 1	80 78
7	Правый берег р. Печоры, в 3—4 км выше устья р. Кедровки, еловый травяно-зеленомошный лес у подножья выходов известняков по коренному берегу, *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *Betula pubescens*, *Lathyrus pratensis*, *L. vernus*, *Geranium sylvaticum*, *Vicia sylvatica*, 23 VIII 1979, № 653	1	40
8	Верховья р. Печоры, западный склон хр. Яныпупунер, водораздел по левому берегу р. Большой Порожной в 10 км к северо-востоку от ее устья, елово-пихтовый высокотравный лес, *Crepis paludosa*, *Aconitum septentrionale*, *Geranium sylvaticum*, *Equisetum sylvaticum*, *Veratrum lobelianum*, 27 VIII 1979, №№ 654, 655	1 1	40 60
	Epipactis atrorubens (Hoffm. ex Bernh.) Schult. (рис. 1, *е*; 2, *А*)		
1	Правый берег р. Илыч, в 7—8 км выше устья р. Ляги, задернованный склон скальных выходов известняков, *Spiraea media*, *Aster alpinus*, *Gymnocarpium robertianum*, *Poa alpina*, 21 VII 1979, № 590	1	38

Продолжение

№ популяции	Вид. Местонахождение и местообитание, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n
2	Правый берег р. Печоры, выше устья р. Кедровки, слабо задерненный участок известняковых выходов по коренному берегу реки среди облесенных скальных обнажений, *Rosa acicularis*, *Spiraea media*, *Galium boreale*, *Anemone sylvestris*, *Pulsatilla patens*, *Rubus saxatilis*, 23 VIII 1979, №№ 648—652	1 3 1	38 40 60
	Listera cordata (L.) R. Br. (рис. 1, *ж*)		
1	Около 15 км к юго-востоку от пос. Троицко-Печорска, чернично-сфагновый еловый лес по берегу ручья, *Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Betula pendula*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Rubus chamaemorus*, 2 VIII 1979, №№ 615, 616	2	40 (34+6B) *
2	Правый берег р. Печоры, в 2 км ниже пос. Якша, травяно-зеленомошный еловый лес по склону коренного берега с выходами ключей, *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Alnus incana*, *Saxifraga punctata*, *Geranium sylvaticum*, *Crepis paludosa*, 6 VIII 1979, №№ 621, 622	2	40 (34+6B)
	Listera ovata (L.) R. Br. (рис. 1, *з*)		
1	По левому берегу р. Илыч, в 7 км ниже устья р. Кожимъю, около 1 км в глубь водораздела, березовое редколесье на юго-западной окраине болота, *Betula pendula*, *Picea obovata*, *Salix phylicifolia*, *Ligularia sibirica*, *Polygonum bistorta*, зеленые мхи, 14 VII 1979, №№ 581, 582, 584	2 1	34, 35, 36 (34+0—2B) * 40 (34+6B)

---

* Löve A. и Löve D. (1975) считают, что кариотип видов *Listera cordata* и *L. ovata* состоит из 34 хромосом основного набора и различного числа B-хромосом. В нашем случае кариотип первого вида включает 6 добавочных хромосом, число их в кариотипе второго вида варьирует от 0 до 6.

барии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Выше приведена таблица, где указаны данные по числам хромосом, а также сведения о местонахождении и местообитании исследованных образцов.

На севере европейской части СССР *Dactylorhiza maculata* s. l. представлен рядом разнохромосомных форм (Соколовская, 1972; Аверьянов, 1977, 1979 а, б; Аверьянов и др., 1980). Этот полиморфный вид слагается в пределах заповедника диплоидной (2n=40) и тетраплоидной (2n=80) расами. 40- и 80-хромосомные формы морфологически обособлены друг от друга очень слабо. Намечаются лишь некоторые различия в размерах нижних листьев: у диплоидов они в среднем более короткие и более широкие, а у тетраплоидов более вытянутые. Рассеченность и форма губы у разнохромосомных растений на исследованной территории варьируют в равной степени. Примечательным фактом является строгая экологическая приуроченность этих форм, различная у диплоидов и тетраплоидов. Тетраплоидные, 80-хромосомные формы значительно менее требовательны к плодородию почвы и хорошо переносят относительно высокую кислотность. В пределах заповедника они обычно встречаются в группах ассоциаций, представляющих ряды олиготрофного заболачивания сосновых лесов, начиная от зеленомошных боров-черничников и кончая более или менее облесенными верховыми болотами, объединяемыми под общим названием Pinetum sphagnoso-fruticulosum (Корчагин, 1940). Почвы этих местообитаний сильно оподзолены и часто имеют высокую кислотность, иногда это сфагновые торфа. Для данных ассоциаций особенно характерны такие кустарнички и травянистые виды растений, как *Ledum palustre* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Andromeda polifolia* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Rubus chamaemorus* L., *Eriophorum vaginatum* L., из древнего яруса — *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. Самый нижний ярус сложен различными

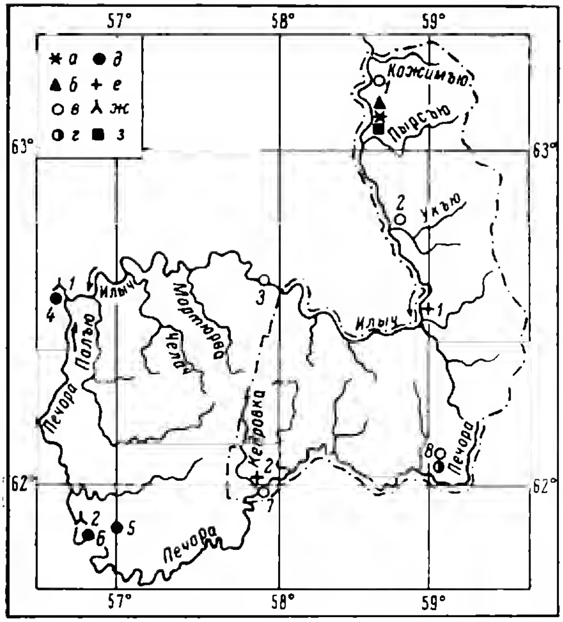


Рис. 1. Местонахождение изученных популяций представителей сем. *Orchidaceae* на территории Печоро-Илычского заповедника.

а — *Coeloglossum viride*, *б* — *Dactylorhiza incarnata*, *в* — 40-хромосомная, *г* — 60-хромосомная и *д* — 80-хромосомная форма *D. maculata*, *е* — *Epipactis atrorubens*, *ж* — *Listera cordata*, *з* — *L. ovata*. *Штрихпунктиром* отмечена современная территория заповедника, *цифрами* обозначены номера популяций.

видами сфагновых мхов. На верховых олиготрофных болотах 80-хромосомные формы *Dactylorhiza maculata* обычно заселяют окраинную часть болот, где кислотность относительно ниже, а степень минерального питания и разложенности торфа больше, чем в других частях болота (Кудряшов, 1929; Тюремнов, Ларгин, 1966; Боч, Оленская, 1980).

Диплоидные, 40-хромосомные формы значительно более требовательны к богатству почв и не выносят их значительной оподзоленности и высокой кислотности. Вместе с тем растения этого типа требуют достаточного увлажнения. На территории заповедника 40-хромосомная форма предпочитает сырые пойменные луга, сырые местообитания темнохвойных лесов, ассоциации эвтрофного ряда заболачивания (Корчагин, 1940; Боч и др., 1980). Показателем почвенного богатства этих местообитаний является обилие здесь разнотравья. На болотистых лугах обычны *Trollius europaeus* L., *Angelica sylvestris* L., *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Trifolium medium* L., *Alchemilla* sp., в лесах — *Oxalis acetosella* L., *Geranium sylvaticum* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Crepis paludosa* (L.) Moench. Кроме того, диплоиды охотно занимают мезотрофные и эвтрофные гипновые болота, особенно имеющие ключевое питание.

Распространение 40- и 80-хромосомных форм *Dactylorhiza maculata* на территории заповедника неравномерно (рис. 1) и соответствует неравномерному распределению местообитаний, для которых характерны эти формы. Западная часть заповедника лежит в районе Печорской низменности, где доминируют олигомезотрофные сфагновые болота с высокой степенью кислотности (pH 2.4—4.0) (Боч, Оленская, 1980) и сосновые леса разной степени заболоченности (Боч, Василевич, 1976, 1980; Ефимова, Сокол 1976), поэтому тетраплоиды тяготеют к западной части территории заповедника. Восточнее, в средней и восточной частях заповедника, находятся западные предгорья Урала, занятые большей частью темнохвойными лесами — так называемой пармой. Леса пармы развиваются на богатых, слабо оподзоленных почвах, болота здесь, как правило эвтрофного или мезотрофного типа (Боч, Василевич, 1976, 1980; Ефимова, Сокол, 1976). Поскольку они постоянно испытывают приток грунтовых вод из-под склонов пармы, в ряде случаев сложенных известняками, их минеральное питание значительно богаче того, которое имеют болота западной части заповедника. Даже под одинаковыми растительными группировками кислотность вод и торфа оказывается выше в западных районах заповедника по сравнению с восточной его частью (pH 4.0—6.0) (Ефимова, Сокол, 1976). Кроме того, в верховьях Печоры и Илыча вдоль берегов встречаются значительные участки ключевых разнотравно-гипновых болот (Боч, Василевич, 1980). Изобилие подходящих мест обитания приводит к тому, что в центральной и восточной частях заповедника доминируют 40-хромосомные формы *D. maculata*

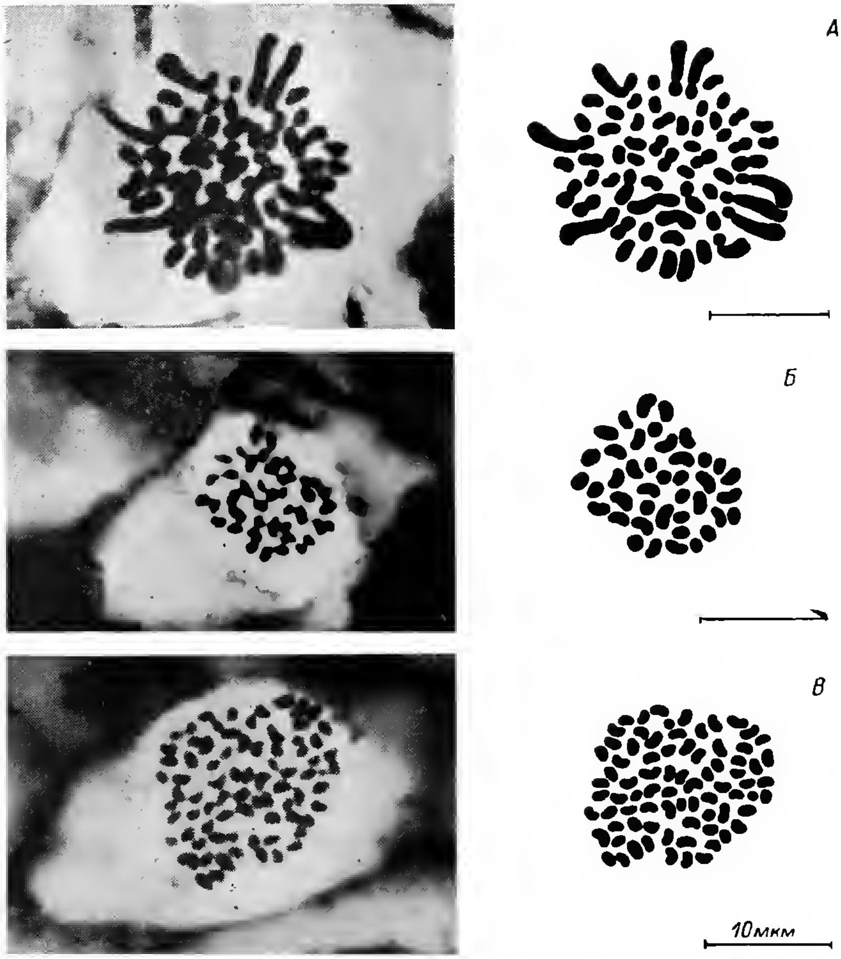


Рис. 2. Метафазные пластинки 2n в меристеме корня представителей сем. *Orchidaceae*.
А — *Epipactis atrorubens* (2n = 60), *Б* — *Coeloglossum viride* (2n = 41), *В* — *Dactylorhiza maculata* (2n = 78).

(рис. 1). Разнохромосомные формы *D. maculata* очень чувствительны к кислотности почв: диплоиды предпочитают нейтральные или основные, тетраплоиды, напротив, — кислые почвы. Совместная встречаемость этих двух форм на территории заповедника нами не обнаружена. Однако ее отсутствие, видимо, не исключает способность этих форм к гибридизации в местах контакта их попупуляций.

Л. Б. Ланина (1940а) считает вполне вероятным нахождение на территории заповедника 40-хромосомной *D. fuchsii* (Druce) Soó — вида, близкого к *D. maculata*. Поэтому следует особо отметить, что 40-хромосомную расу *D. maculata*, произрастающую на территории Печоро-Илычского заповедника, никак нельзя отождествлять с *D. fuchsii*.

Диплоидный вид *D. fuchsii*, описанный Druce (1914) из Англии, в европейской части СССР представляет собой теплолюбивое неморальное растение которое могло проникать на территорию заповедника лишь во время миграций широколиственных пород на восток в первой половине субатлантического периода (Ланина, 1940б; Гроссет, 1967). Однако следы таких миграций в пределах Коми АССР наиболее выражены лишь на безлесных обнажениях известняков и на известняковых скалах в местах размыва основных коренных пород крупными реками (Ланина, 1940б; Кирпичников, 1947). Во всяком случае *D. fuchsii* на территории заповедника пока не найден и нахождение его здесь мало вероятно. Эта тенелюбивая раса, предпочитающая хорошо дренированные и богатые почвы, вероятно, полностью вымерла под влиянием похолоданий бореального периода. Следует также отметить, что миграция и расселение теплолюбивых видов с запада и юга были прерваны во второй половине голоцена также общим оподзоливанием почв и наступлением хвойных лесов с востока (Лесков, 1938; Гроссет, 1967). Резкое падение плодородия почв вызвало деградацию широколиственных флор на севере европейской части СССР, однако в местах мощных выходов известняков плодородие почв сохраняется и здесь «находят убежище» элементы теплолюбивых флор (Гроссет, 1967). В таких районах *D. fuchsii* могла сохраниться и на территории Коми АССР в ассоциациях темнохвойных или смешанных лесов с богатыми почвами и достаточным увлажнением.

Более детальное исследование популяций *D. maculata* позволило впервые для СССР обнаружить анеуплоидные формы у этого вида. Появление этих форм здесь не связано с гибридизацией, как это случается в результате скрещивания растений разных уровней плоидности в F_1 (Lord, Richards, 1977). Возникновение аневплоидных форм в нашем случае, вероятно, происходит в результате нарушений мейоза или из-за нарушений митоза на ранних стадиях развития эмбриона. Эти аномалии ведут к приобретению или утрате 1—2 хромосом основного набора. В результате этого соматические клетки растения получают аномальный геном, причем аневплоидные клетки в ткани одного корня могут сочетаться с клетками, несущими нормальный набор хромосом.

В популяциях *D. maculata* на территории заповедника мы нашли растение с аневплоидным соматическим числом хромосом $2n=78$ (рис. 2, *B*). Аналогичная форма с соматическим числом $2n$—41 обнаружена для близкого рода *Coeloglossum* C. Hartm. В цветущем состоянии растения с аномальными наборами хромосом морфологически не отличимы от нормальных растений.

Изменчивость в числе хромосом у родов *Epipactis* Zinn и *Listera R. Br.* иной природы, чем у родов *Dactylorhiza* Nevski и *Coeloglossum*, и объясняется наличием в основном наборе различного числа B-хромосом (Meili-Frei, 1965; Garbari Fabio, 1971; Löve A., Löve D., 1975). Значительная изменчивость хромосомных чисел у видов этих родов на территории Северо-Запада СССР уже отмечалась нами ранее (Аверьянов, 1977, 1979б).

Триплоидные формы обнаружены у видов *D. maculata* и *Epipactis atrorubens*. Возникновение триплоидного числа хромосом у *E. atrorubens*, видимо, связано с оплодотворением нередуцированной яйцеклетки нормальной гаметой, что возможно для видов, склонных к апомиксису (Хохлов, 1965; Хохлов и др., 1976). Такое явление не уникально и наблюдалось у представителей различных семейств: в сем. *Poaceae* — в роде *Poa* L. (Мирошниченко, Аврасина, 1975), в сем. *Caryophyllaceae* — в роде *Stellaria* L. (Gadella, 1977). Появление триплоидов у *D. maculata*, вероятно, происходит как указанным образом, так и в результате гибридизации диплоидных и тетраплоидных форм этого вида.

Результаты, полученные для вида *D. incarnata*, не отличаются от данных, приводимых в литературе.

ЛИТЕРАТУРА

Аверьянов Л. В. (1977). Хромосомные числа некоторых видов сем. *Orchidaceae* для Ленинградской и Вологодской областей. Бот. ж., 62, 4. — Аверьянов Л. В. (1979а). О внутривидовой структуре таксона *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l. (*Orchidaceae*). Бот. ж., 64, 4. — Аверьянов Л. В. (1979б). Хромосомные числа некоторых видов сем. *Orchidaceae* с территории Северо-Запада СССР. Бот. ж., 64, 6. — Аверьянов Л. В., Аверьянова Е. Л., Лавренко А. Н. (1980). Кариосистематическая характеристика рода *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) на территории Среднего Тимана. Бот. ж., 65, 7. — Боч М. С., Василевич В. И. (1976). Комплексные работы Верхне-Печорской экспедиции на территории заповедника. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 13. Сыктывкар. — Боч М. С., Василевич В. И. (1980). Введение. В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л., Наука.— Боч М. С., Василевич В. И., Бибикова Т. В. (1980). Растительные ассоциации Якшинского профиля. В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л., Наука. — Боч М. С., Оленская Н. М. (1980). Болота Якшинского участка. В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л., Наука. — Гроссет Г. Э. (1967). Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов. Бюл. МОИП, отд. биол., 72, 5. — Ефимова З. С., Сокол А. П. (1976). Связь растительности с химизмом вод на некоторых болотах заповедника. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 13. Сыктывкар. — Кирпичников М. Э. (1947). Заметка о флоре известняков по реке Белой Кедве. Бот. ж., 32, 5. — Корчагин А. А. (1940). Растительность северной половины Печорско-Ылычского заповедника. Тр. Печорско-Ылычского гос. запов., 2. М. — Кудряшов В. В. (1929). Торфяник как растущее тело. М., Изд. Новая Деревня. — Ланина Л. Б. (1940а). Флора цветковых и сосудистых растений Печорско-Ылычского заповедника. Тр. Печорско-Ылычского гос. запов., 3. М. — Ланина Л. Б. (1940б). К истории растительности Печорско-Ылычского заповедника. Тр. Печорско-Ылычского гос. запов., 3. М. — Лесков А. И. (1938). Реликтовые элементы во флоре лесного северо-востока европейской части СССР. В кн.: Проблема реликтов во флоре СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Мирошниченко Е. Я., Апрасина Н. В. (1975). Кариологический полиморфизм сибирских биотипов мятлика лугового *Poa pratensis* L. Генетика, 11, 3. — Соколовская А. П. (1972). Кариологическая характеристика представителей флоры Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21. — Тюремнов С. Н., Ларгин И. Ф. (1966). Изменение химического состава вод торфяных болот в зависимости от условий их залегания. Тр. Гос. гидрол. инст., 135. — Хохлов С. С. (1965). Полиплоидия и апомиксис у покрытосеменных растений. В кн.: Полиплоидия и селекция. М.; Л., Наука. — Хохлов С. С., Тырнов В. С., Гришина Е. В. (1976). Гаплоидия и селекция. М.; Л., Наука. — Druce G. C. (1914). *Orchis maculata* and *O. fuchsii*. Rep. Bot. Exch. Club Brit. Isl., 4. — Gadella W. J. (1977). Cytotaxonomic studies in *Stellaria graminea* L. in the Netherlands. Proc. Kon. Ned. Acad. Wetensch., 3. — Garbari F. (1971). B-chromosomes in *Listera ovata* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*). Preliminary observations in Italian populations. Inform. Bot. Ital., 3, 3. — Lord R. M., Richards A. J. (1977). A hybrid swarm between the diploid *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó and the tetraploid *D. purpurella* (T. et T. A. Steph.) Soó in Durham. Watsonia, 11, 3. — Löve A., Löve D. (1975). *Orchidaceae*. Cytotaxonomical atlas of the arctic flora. Leutershausen. — Meili-Frei E. (1965). Cytogenetik und Cytotaxonomie einheimischer Arten von *Epipactis*, *Listera*, *Neottia* (*Orchidaceae*). Ber. Schweiz. Bot. Ges., 75.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Коми филиал АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 10 IV 1981.

РЕД
ГЕОГР 35
БИО 35

2.

рус.
957-959

УДК 631.175 : 582.542.1

177

В. Н. Храмцов

ПРОДУКТИВНОСТЬ *BROMOPSIS VARIEGATA* (*POACEAE*) В ФИТОЦЕНОЗАХ ТЕБЕРДИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

V. N. KHRAMTSOV. THE PRODUCTIVITY OF *BROMOPSIS VARIEGATA* (*POACEAE*) IN THE PHYTOCOENOSES OF THE TEBERDA RESERVATION

Изучено разногодичное изменение отдельных слагаемых продуктивности *Bromopsis variegata* (численности и веса генеративных и вегетативных побегов) по высотному профилю на Северо-Западном Кавказе. Между метеорологическими факторами и отдельными компонентами продуктивности вида установлены корреляционные связи. На численность генеративных побегов влияют метеоусловия предыдущего года, на вес побегов — условия текущего года. Выявлена тесная корреляционная связь между весом и высотой генеративных побегов, между продуктивностью вида и общей продуктивностью ценоза субальпийского пояса.

Важнейшей чертой фитоценоза является его продуктивность. По этому признаку можно судить о характере взаимосвязи компонентов фитоценоза между собой и с условиями существования (Шенников, 1964).

Изучение продуктивности пестрокостровых ценозов в Тебердинском государственном заповеднике проводится с 1966 г. Первоначально она определялась широко распространенным методом укосов. Вследствие трудоемкости и большой ошибки при определении продуктивности отдельных видов метод был забракован, продуктивность стала определяться методом статистической модели (Храмцова, 1974). Эта методика нетрудоемка, все параметры определяются количественно, субъективной ошибки почти нет. По сравнению с укосным метод статистической модели дает очень высокую точность учета не только ценоза в целом, но и отдельных видов. Он был проверен в различных фитоценозах Таймырской тундры и в пустынно-степных сообществах Монголии (Гордеева, Казанцева, 1974).

Метод заключается в определении каждой составляющей общей биомассы ценоза (в настоящей работе рассматривается только надземная часть): численности и веса вегетативных и генеративных побегов всех видов растений.

Вегетативные побеги *Bromopsis variegata* (Bieb.) Holub подсчитывались на площадках размером 50×50 см. В разные годы значимые изменения в их численности не наблюдались, поэтому среднее число, определенное с точностью ±3.2—11.2%, было принято постоянным для каждого ценоза.

Численность генеративных побегов определяли ежегодно в каждом ценозе на постоянных площадках размером 1×1 м в 30—40-кратной повторности.

Для определения веса генеративных и вегетативных побегов отбирали пробы по 10—20 побегов в 10—15-кратной повторности в период максимальной продуктивности (конец массового цветения). Вес побегов определяли в воздушно-сухом состоянии. Точность определения веса побегов составляет 2—5%.

Продуктивность *B. variegata* определяли путем умножения средней численности побегов на средний вес побега, а затем сложения данных по массе вегетативных и генеративных побегов. Ошибку средних находили по формулам сложных средних — произведения и суммы (Дмитриев, 1972).

Пестрокостровые ценозы широко распространены в субальпийском и альпийском поясах на Северо-Западном и Центральном Кавказе. В Тебердинском заповеднике на хр. Малая Хатипара по высотно-экологическому профилю были заложены 3 пробные площади на высотах 2350, 2550 и 2750 м над ур. м., на склонах юго-восточной экспозиции в субальпийском поясе, в нижнем и верхнем альпийских подпоясах. На каждой площади установлены метеопосты.[1]

Стационарные площади характеризуются следующими экологическими условиями. Склоны юго-восточной экспозиции зимой обнажены, лишь небольшие пятна снега имеются в западинках. Минимальная температура на поверхности почвы в зимний период с высотой не уменьшается, а становится выше. Например, зимой 1972—1973 гг. абсолютный минимум в субальпийском поясе (2350 м) был —23.0, на высоте 2550 м — —22.0, а на высоте 2750 м — —15.2°, что, очевидно, связано с инверсией температур — стеканием холодных масс воздуха по склонам вниз. Продолжительность безморозного периода с высотой уменьшается. Однако в отдельные годы в нижнеальпийском подпоясе продолжительность периода без отрицательных температур бывает меньше, чем в верхнеальпийском, что также обусловлено, по-видимому, инверсией температур.

При проведении синхронных наблюдений за температурой почв и воздуха в сообществах *B. variegata* в августе 1972 г. выяснилось, что в субальпийском и альпийском поясах почва пестрокостровых лугов в течение суток теплее воздуха и поверхности почвы. Наиболее теплым является слой почвы до глубины 5 см, температура которого достигает максимальных величин одновременно с максимумом на поверхности почвы. Минимальная температура почвы наблюдалась на разной глубине в разное время. Наибольшая суточная амплитуда температур отмечена в верхнем 5-сантиметровом слое почвы: на высоте 2350 м — 10.2, 2550 м — 8.5, 2750 м — 7.0°.

Амплитуда температуры воздуха с увеличением высоты над уровнем моря также уменьшается. По термическому режиму воздуха в августе пестрокостровые луга на высотах 2350 и 2550 м значительно ближе между собой (разница в средней температуре составляет от нескольких десятых до одного градуса), чем на высотах 2550 и 2750 м (разница достигает 2—3° и больше). Зимой минимальные температуры примерно равны в альпийских подпоясах (2550 и 2750 м) и отличаются от температуры в субальпийском поясе (2350 м).

В изучаемых сообществах зарегистрировано всего 88 видов; на высоте 2350 м 59, на 2550 м — 60 и на 2750 м — 49. Коэффициент флористического сходства Сёренсена между пестрокостровыми сообществами на высотах 2350 и 2550 м составляет 72.2%, между лугами на высотах 2550 и 2750 м — 67.8%, 2350 и 2750 м — 48.2%. Основную фитомассу ценозов (95%) определяют всего лишь

---

[1] По количеству осадков и по температуре воздуха между метеопостами и ГМС «Теберда» имеется высокая корреляционная связь (r=0.78—0.98 при t=3.78—5.67), что позволило использовать регулярные данные ГМС для установления количественных зависимостей продуктивности от температуры воздуха и количества осадков.

14—18 видов (*Bromopsis variegata*, *Festuca sulcata* (Hack) Nym., *F. ovina* L., *Carex huetiana* Boiss., *C. meinshauseniana* V. Krecz., *Anthyllis variegata* Boiss., *Oxytropis kubanensis* Lesk., *Trifolium ambiguum* Bieb., *T. polyphyllum* C. A. M., *Anemone speciosa* Adam ex G. Pritz., *Aster alpinus* L., *Campanula collina* Bieb., *Psephellus leucophylla* (M. B.) C. A. M., *Pulsatilla albana* (Stev.) Bercht. et J. Presl и др.).

Костер пестрый — один из доминантов травяных ценозов в субальпийском и альпийском поясах на склонах юго-восточной экспозиции, распространен на высотах от 2200 до 3000 м над ур. м. Наибольшее число его вегетативных побегов отмечено в сообществе нижнеальпийского подпояса — 467.02 экз./м^2, оно значимо отлично от численности побегов в ценозах субальпийского пояса ($t=4.73$) и верхнеальпийского ($t=3.34$) подпояса. Доля *B. variegata* в экземплярной насыщенности ценоза в субальпийском (11.3%) и нижнеальпийском (13.7%) подпоясах примерно одинакова. В верхнеальпийском подпоясе в экземплярной насыщенности луга костер пестрый принимает меньшее участие — 7.77% (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Численность побегов *Bromopsis variegata* в субальпийском и альпийских ценозах на 1 м^2

Год	Число побегов ($M \pm m$)			Процент от общей численности побегов ценоза		
	высота над уровнем моря, м					
	2350	2550	2750	2350	2550	2750
Вегетативные побеги						
Средняя многолетняя	316.81 ±28.00	467.92 ±14.92	332.42 ±37.38	11.34	13.70	7.77
Генеративные побеги						
1968	52.20±4.56	—	—	30.33	—	—
1969	46.38±4.40	—	17.84±1.23	38.33	—	8.47
1970	6.65±0.81	—	—	15.23	—	—
1971	33.70±2.85	7.11±0.99	5.00±0.48	33.77	—	3.13
1972	22.37±2.32	15.20±0.94	7.77±1.05	31.60	13.83	4.06
1973	11.97±1.20	5.60±0.48	15.00±1.48	22.00	4.23	7.73
1974	1.93±0.40	1.34±0.25	2.50±0.38	6.59	2.58	2.34
1975	19.40±2.31	16.06±1.33	8.20±1.27	31.14	11.33	5.99
1976	9.37±0.88	7.79±0.68	7.47±0.86	18.78	20.34	8.49
1977	19.10±2.49	3.42±0.36	2.75±0.18	21.70	4.50	2.25
1978	28.37±3.35	18.27±1.35	14.15±1.14	25.33	11.84	7.11
Средняя многолетняя	18.28 ±3.65	9.35 ±2.24	7.86 ±1.66	25.0 ±2.79	9.8 ±2.42	5.5 ±0.86
V, %	56.43	67.60	59.70	37.0	65.1	59.7

Численность генеративных побегов существенно изменяется из года в год, коэффициент вариации *V* в разных ценозах колеблется от 56.4 до 67.6%. Например, в субальпийском пестрокостровом ценозе в 1968 г. насчитывалось 52.2, а в 1974 г. — 1.93 побега на 1 м^2.

Число генеративных побегов с высотой уменьшается: в субальпийском поясе — 18.28 экз/м^2, а в ценозах альпийского пояса в 2 и более раза меньше — 9.4—7.9 экз/м^2. Недостоверность разницы в средних многолетних можно объяснить большой разногодичной изменчивостью и малым числом лет наблюдений. Если же провести сравнение по отдельным годам, то окажется, что из 8 лет наблюдений численность генеративных побегов в сообществах субальпийского пояса и нижнеальпийского подпояса значимо не отличалась только в течение трех лет.

Корреляционная связь в изменении численности генеративных побегов в ценозах субальпийского и альпийского поясов не отмечается: $r_{2350-2550}=0.55$ ($t=1.38$), $r_{2550-2750}=0.54$ ($t=1.35$). Это можно объяснить тем, что в этих поясах почки генеративных побегов закладываются при различных экологических условиях и, возможно, в разные календарные сроки; в одни и те же годы погодные условия могут быть благоприятными на одних высотах и неблагоприятными на других, так как один и тот же фактор в разных экологических условиях может действовать по-разному.

Поскольку верхне- и нижнеальпийские подпояса значительно ближе друг к другу, как указывалось выше, по минимальным температурам в августе, то можно было предположить, что они и являются определяющим фактором численности генеративных побегов. Однако вычисление коэффициентов корреляции численности генеративных побегов с разными метеорологическими показателями (табл. 2) позволило установить, что определяющим фактором численности генеративных побегов в субальпийском поясе и нижнеальпийском подпоясе является количество осадков в июле—августе ($r=0.84$—0.73). В верхнеальпийском подпоясе увеличению числа генеративных побегов способствует теплая продолжительная осень — отсутствие ранних заморозков в августе ($r=0.62$) и теплый сентябрь ($r=0.52$) с достаточным количеством осадков ($r=0.54$). Возможно, что из-за малого числа лет наблюдений, наложения действия одного фактора на другой и использования метеоданных не непосредственно метеопостов, а ГМС «Теберда», расположенной значительно ниже, коэффициенты корреляции статистичееки не всегда достоверны, но даже предварительное выделение определяющих факторов и время их действия по резкому увеличению абсолютного значения r позволяют дать количественную оценку этих зависимостей и выделить их без субъективной предвзятости.

ТАБЛИЦА 2

Коэффициенты корреляции (r) численности генеративных побегов *Bromopsis variegata* с метеорологическими условиями прошлого года

Высота над ур. м., м	Число лет наблюдений	С количеством осадков месяца					Со средней температурой месяца				С абсолютным минимумом температур месяца		
		VI	VII	VIII	IX	X	VII	VIII	IX	X	VIII	IX	X
2350	11	0.36	0.51	0.73	0.57	0.27	−0.19	−0.01	0.08	−0.02	0.28	0.37	−0.19
2550	8	−0.46	0.84	0.48	0.12	−0.29	0.44	−0.29	0.27	−0.10	0.01	0.18	0.19
2750	8	0.17	−0.14	0.03	0.54	0.43	0.25	0.28	0.52	−0.01	0.62	0.20	—

В разные годы процент генеративных побегов *B. variegata* колеблется в субальпийском поясе от 6.59 до 38.33, в нижнеальпийском — от 2.58 до 20.34, в верхнеальпийском — от 2.25 до 8.49% от общего числа генеративных побегов всех видов луга. В среднем за годы наших наблюдений он соответственно равен 25.0—9.8—5.5% (табл. 1). Наибольшая разногодичная изменчивость в числе генеративных побегов *B. variegata* (в процентах от общего числа) наблюдается в нижнеальпийском подпоясе ($V=65.1\%$), наименьшая — в субальпийском ($V=37.0\%$).

Вес 10 генеративных побегов изменялся в разные годы в субальпийском поясе от 2.90 до 4.17 г ($t=5.13$), в нижнеальпийском — от 2.16 до 3.59 ($t=7.97$), в верхнеальпийском — от 1.32 до 2.31 ($t=8.53$). Погодичное изменение веса генеративных побегов менее выражено, чем численности. Коэффициент вариации в сообществах субальпийского пояса — 11.0, альпийских — 15.4—16.2%. Вес генеративных побегов с высотой достоверно уменьшается, но неравнозначно в разные годы и в разных ценозах. Средний вес 10 генеративных побегов в субальпийском и нижнеальпийском ценозах (3.58 и 3.04 г) значительно ближе между собой, чем их вес в верхнеальпийском поясе — 1.94 г (табл. 3). Существует достоверная корреляционная связь в изменении веса генеративных побегов вида для сообществ субальпийского пояса и альпийских подпоясов ($r=0.96$—0.87; $t=3.89$—2.98), для ценозов альпийского пояса коэффициент корреляции высок, но незначим ($r=0.85$, $t=2.18$). Это объясняется не только малым числом лет наблюдений (7 лет), но и, видимо, разным воздействием экологических факторов в период их роста. Изменение веса генеративных побегов зависит от значения абсолютных минимальных температур в субальпийском поясе — в третьей декаде мая и первой—второй декадах июня ($r=0.75$), в нижнеальпийском подпоясе — в третьей декаде июня ($r=0.76$), в верхнеальпийском — во второй декаде июля ($r=0.55$). В верхнеальпийском подпоясе выявлена также связь веса генеративных побегов со среднемесячной температурой июля (табл. 4). В этой же таблице можно проследить интересную взаимосвязь веса побегов со среднемесячной температурой и осадками в верхнеальпийском подпоясе. В июне r достигает максимального значения, но с обратным знаком (—0.65), т. е. чем ниже температура в июне, тем выше будет конечная продуктивность побегов. Это вполне объяснимо: чем ниже температура в июне, тем больше гарантии, что задержится колошение и побеги не будут подвергнуты влиянию критических минимальных температур. В июле связь с температурой уже положительная ($r=0.65$), но отрицательная связь установлена с осадками ($r=-0.69$), так как выпадение осадков снижает температуру. Положительная связь с осадками ($r=0.61$) установлена в верхнеальпийском подпоясе только в августе, т. е. в самый теплый месяц, когда в верхнеальпийском подпоясе снегá уже растаяли, дополнительного увлажнения, кроме атмосферного, нет, а рост генеративных побегов происходит наиболее бурными темпами.

ТАБЛИЦА 3

Накопление растительного вещества побегами *Bromopsis variegata* в субальпийском и альпийских ценозах

Год	Максимальный вес 10 побегов, г ($M \pm m$)					
	генеративных			вегетативных		
	высота над уровнем моря, м					
	2350	2550	2750	2350	2550	2750
1968	—	—	—	1.64±0.050	1.19±0.048	—
1969	3.18±0.088	2.16±0.097	1.62±0.062	1.34±0.093	1.39±0.073	0.63±0.025
1970	3.30±0.185	2.80±0.044	—	1.57±0.066	—	—
1971	4.00±0.158	3.13 *	2.08±0.095	1.59±0.090	1.21±0.052	0.45±0.021
1972	4.17±0.228	3.45±0.087	2.07±0.076	1.14±0.053	1.06±0.055	0.45±0.032
1973	3.86±0.222	3.40±0.109	1.98±0.050	1.36±0.093	1.27±0.057	—
1974	2.90±0.097	2.52±0.109	1.32±0.093	0.80±0.022	0.88±0.037	1.06±0.040
1975	3.50±0.131	3.16±0.082	—	1.95±0.139	1.69±0.070	0.88±0.058
1976	3.85±0.154	3.59±0.151	2.03±0.049	1.76±0.107	1.31±0.081	0.96±0.067
1977	3.44±0.145	3.05±0.091	1.85±0.065	1.60±0.098	1.40±0.216	1.02±0.110
1978	3.56±0.129	3.24±0.078	2.31±0.074	0.92±0.038	0.96±0.030	0.60±0.032
Средняя многолетняя	3.58±0.114	3.04±0.156	1.91±0.109	1.42±0.107	1.24±0.075	0.76±0.089
V, %	11.0	15.4	16.2	22.9	19.0	33.3

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты корреляции r продуктивности генеративных побегов *Bromopsis variegata* с метеорологическими условиями текущего года

Высота над ур. м., м	Число лет наблюдений	С количеством осадков месяца			Со средней температурой месяца			С абсолютным минимумом температур по декадам месяца				
		VI	VII	VIII	VI	VII	VIII	3 декада мая	3 декада мая—1, 2 декады июня	3 декада июня	1—3 декады июля	2 декада июля
2350	10	0.66	0.05	0.10	—0.39	0.38	0.10	0.46	0.75	0.59	0.37	—
2550	10	0.49	—0.18	0.30	—0.53	0.29	0.05	0.38	0.30	0.76	0.25	0.37
2750	8	0.34	—0.69	0.61	—0.65	0.65	—0.05	0.23	0.19	0.33	0.40	0.55

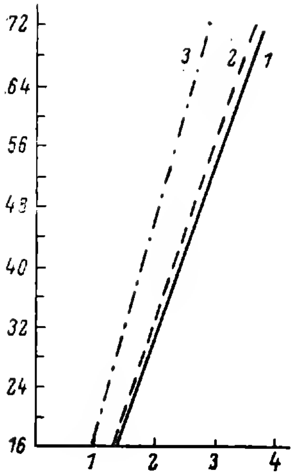


Рис. 1. Связь веса и высоты генеративных побегов *Bromopsis variegata* в разных ценозах.

По оси абсцисс — вес 10 побегов, в г; *по оси ординат* — высота побегов, в см. *1* — субальпийский пояс (2350 м), *2* — нижнеальпийский подпояс (2550 м), *3* — верхнеальпийский подпояс (2750 м).

Высота генеративных побегов колеблется в разные годы в субальпийском ценозе от 53 до 71 см, в нижнеальпийском — 43—71, в верхнеальпийском — 41—54 см (табл. 5). Значимо уменьшается высота побегов только при переходе от 2550 к 2750 м.

Тесная и логичная связь установлена между весом и высотой генеративных побегов во всех высотных поясах (рис. 1). Корреляционные коэффициенты высоки, их уровень значимости не менее 0.01 %, что позволяет вычислить теоретические величины высоты генеративных побегов по весу (в табл. 5 отмечено знаком *), и наоборот, по высоте найти вес. С поднятием местности над уровнем моря вес генеративных побегов *B. variegata* при равной их высоте уменьшается (особенно резко это проявляется в ценозах альпийского пояса), а вариабельность высоты побегов возрастает: 10.3—13.5—16.8% (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Высота генеративных побегов (см) *Bromopsis variegata* в ценозах субальпийского и альпийского поясов

Год	Высота над уровнем моря, м		
	2350	2550	2750
1968	60.0±1.10	—	35.3 *
1969	53.1±0.83	43.0±0.73	—
1970	62.5±0.72	51.8±0.73	—
1971	61.1±0.46	58.8±0.77	44.6±0.72
1972	66.7±0.75	68.1±1.09	48.4±0.69
1973	71.0±0.81	70.7±0.58	—
1974	51.0 *	59.6±1.22	33.0±0.84
1975	64.1 *	59.5 *	—
1976	71.7 *	55.6±1.15	41.4±0.98
1977	62.8 *	56.9 *	41.7 *
1978	61.5±0.70	55.1±0.66	54.4 *
Средняя многолетняя	62.3±2.11 62.3*±1.93	57.8±3.12 57.9*±2.47	43.6±2.89 43.7*±2.60
V, %	10.3	13.5	16.8

Вес вегетативных побегов изменяется из года в год значительно больше, чем вес генеративных (V=19—33%). Так же, как и у генеративных, продуктивность вегетативных побегов *B. variegata* в ценозах субальпийского пояса и нижнеальпийского подпояса более близки. Вес 10 побегов соответственно составляет 1.42 и 1.24 г, в верхнеальпийском ценозе — 0.76 г (табл. 3). Однако достоверной связи в погодичном изменении веса генеративных и вегетативных побегов ни в одном из ценозов не обнаружено — $r_{2350}=0.26$ (t=0.70), $r_{2550}=0.30$ (t=0.62), $r_{2750}=-0.56$ (t=1.27). Это легко объяснимо — их рост происходит в разные календарные сроки: вегетативных побегов — весной, когда наблюдаются резкие перепады температур (поэтому и варьирование их в разные годы больше), генеративных побегов — летом.

Существует достоверная корреляционная связь при уровне значимости

0.05% в изменении веса вегетативных побегов вида в разные годы в ценозах субальпийского пояса и нижнеальпийского подпояса — $r=0.82$ ($t=2.82$, $n=10$).

Общая продуктивность *B. variegata* тесно связана с весом вегетативных побегов: $r_{2350}=0.93$ ($t=4.39$), $r_{2550}=0.99$ ($t=5.29$), $r_{2750}=0.99$ ($t=5.92$). Они составляют в продуктивности основную часть (табл. 6). В разные годы в субальпийском поясе доля вегетативных побегов (по биомассе) в продуктивности костра пестрого колеблется от 74.2 до 98.9% ($V=10.3$), составляя в среднем 86.3% от общей массы вида. В альпийском поясе роль вегетативных побегов в продуктивности костра выше — 92.2—95.1%; погодичная изменчивость выражена слабее — коэффициент вариации составляет всего лишь 3.8—4.9%.

ТАБЛИЦА 6

Доля массы (%) побегов *Bromopsis variegata* от его общей продуктивности

Год	Генеративные			Вегетативные		
	высота над уровнем моря, м					
	2350	2550	2750	2350	2550	2750
1969	25.78	—	12.13	74.22	—	87.87
1970	4.16	—	—	95.84	—	—
1971	21.11	3.79	6.50	98.89	96.21	93.50
1972	20.51	8.10	9.71	79.47	91.90	90.29
1973	9.68	3.11	—	90.32	96.89	—
1974	2.17	0.82	0.93	97.83	99.18	99.07
1975	9.90	6.04	—	90.10	93.96	—
1976	6.08	4.37	4.54	93.92	95.63	95.46
1977	11.47	1.57	7.17	88.53	98.43	92.83
1978	25.74	11.66	14.08	74.26	88.34	85.92
Средняя многолетняя	13.66	4.93	7.87	86.34	95.07	92.13
±*m*	2.81	1.27	1.70	2.81	1.27	1.70
V, %	65.0	72.6	57.2	10.3	3.8	4.9

Достоверная связь между продуктивностью *B. variegata* и численностью его генеративных побегов не отмечена: $r_{2350}=0.39$ ($t=1.09$), $r_{2550}=0.27$ ($t=0.55$), $r_{2750}=0.39$ ($t=0.64$).

В разные годы доля генеративных побегов в продуктивности *B. variegata* изменяется весьма существенно. Коэффициент вариации очень высок и колеблется в пределах 57.2—72.6%. В некоторые годы масса генеративных побегов составляет до 25% от всей массы, в другие годы — менее 1% (табл. 6). Такие резкие колебания связаны главным образом с численностью генеративных побегов ($r=0.81$—0.94), в меньшей степени — с их продуктивностью ($r=0.32$—0.56).

В продуктивности *B. variegata* с увеличением высоты над уровнем моря первостепенное значение приобретает вес генеративных побегов, а не их численность (табл. 7); часто отмечаются случаи уменьшения общей продуктивности вида при увеличении численности его генеративных побегов.

Надземная масса *B. variegata* составляет в среднем в ценозе субальпийского пояса 516.4, нижнеальпийского — 603.7, верхнеальпийского — 269.3 кг/га (табл. 7). Значимая разница отмечена только для ценозов альпийского пояса. Погодичная изменчивость продуктивности в пестрокостровых сообществах на высотах 2350 и 2550 м примерно одинакова ($V=24.4$ и 22.3%); в ценозе верхнеальпийского подпояса колебания в продуктивности вида по годам выражены сильнее ($V=30.4$%).

Достоверной разницы в продуктивности костра пестрого в сообществах субальпийского пояса и нижнеальпийского подпояса нет, но одинаковая продуктивность определяется разными слагаемыми. В ценозе субальпийского пояса

ТАБЛИЦА 7

Продуктивность *Bromopsis variegata* в субальпийском и альпийских ценозах

Год	Воздушно-сухой вес надземной массы, кг/га			Доля в общей массе ценоза, %		
	высота над уровнем моря, м					
	2350	2550	2750	2350	2550	2750
1969	571.99±49.93	—	238.31±25.07	—	—	—
1970	519.00±44.06	—	—	—	—	—
1971	638.51±54.35	577.34 *	159.98±18.24	28.04	—	11.54
1972	454.43±37.67	547.48±30.36	165.66±20.03	22.97	21.34	11.82
1973	477.05±48.45	612.16±32.72	—	21.31	22.58	—
1974	259.04±23.49	414.36±21.71	355.64±41.79	18.42	18.02	17.82
1975	685.66±70.70	840.01±41.52	303.31±38.16	26.90	28.43	16.71
1976	593.64±59.92	639.77±42.67	334.26±42.25	27.31	30.01	23.10
1977	572.58±55.04	664.26± ±103.03	365.23±52.88	24.80	24.15	21.84
1978	392.46±31.41	507.53±20.56	232.13±24.98	20.68	22.39	13.23
Средняя многолетняя	516.44±39.83	603.65±50.98	269.32±28.99	23.80±1.24	23.85±1.57	16.58±1.77
V, %	24.4	22.3	30.4	14.8	17.4	28.2

меньшая численность вегетативных побегов компенсируется большими весом и долей высокопродуктивных генеративных побегов. В сообществе нижнеальпийского подпояса уменьшение веса генеративных и вегетативных побегов и снижение численности генеративных восполняется большей численностью вегетативных побегов.

Корреляционная связь общей продуктивности вида с метеорологическими показателями не обнаружена, по-видимому, потому, что для каждого слагаемого продуктивности определяющими являются разные факторы.

Участие *B. variegata* в общей массе луга в среднем составляет в сообществах субальпийского пояса и нижнеальпийского подпояса 23.8, верхнеальпийского 16.6%. С высотой над уровнем моря доля костра пестрого в продуктивности ценозов уменьшается и изменяется из года в год, в сообществах альпийского пояса она более вариабельна, чем субальпийского ($V_{2350}=14.8$, $V_{2550}=17.4$, $V_{2750}=28.2\%$).

Установлена достоверная связь общей продуктивности субальпийского пестрокострового ценоза с продуктивностью костра пестрого: $r=0.94$ ($t=3.89$, $n=8$), уровень значимости 0.01%. Для ценозов альпийского пояса такая связь не отмечена. Это можно объяснить более сходной экологией *B. variegata* с ценозообразующими видами в сообществе субальпийского пояса, чем альпийского.

Тесная связь между продуктивностью костра пестрого и всего ценоза позволяет, определив продуктивность этого вида, теоретически определить общую продуктивность сообщества (рис. 2). В 1979 г. продуктивность субальпийского пестрокострового ценоза полностью совпала с теоретически вычисленными данными, определенными только по костру. Продуктивность костра пестрого была 613.9±55.0 кг/га, вес надземной массы луга составил 23.72±0.79, теоретически высчитанная продуктивность — 23.70 ц/га.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Продуктивность *B. variegata* является сложной результирующей ее четырех слагаемых — веса и численности вегетативных и генеративных побегов. Вследствие влияния разных метеорологических факторов и разновременности развития этих составляющих корреляционная связь между ними и между метеорологическими условиями и общей продуктивностью не обнаружена. Одинаковая продуктивность в разные годы и в разных ценозах может достигаться разными слагаемыми.

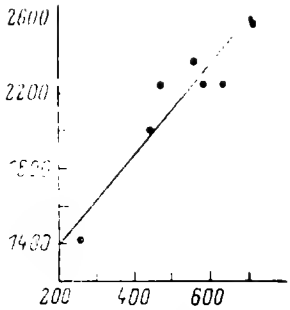


Рис. 2. Связь биопродуктивности (БП) надземной части пестрокострового ценоза (2350 м) с БП *Bromopsis variegata*.

По оси абсцисс — БП *B. variegata*, кг/га; *по оси ординат* — БП фитоценоза, кг/га воздушно-сухого веса. *Точками* отмечены фактические данные.

2. По средним многолетним данным число, вес, высота генеративных и вес вегетативных побегов с увеличением высоты над уровнем моря уменьшается. В каждый отдельный год наблюдаются инверсии в изменении этих параметров. Наиболее варьабельна численность генеративных побегов.

3. На численность генеративных побегов влияют метеорологические условия предыдущего года, а именно: количество осадков в июле—августе в сообществах субальпийского пояса и нижнеальпийского подпояса, отсутствие ранних заморозков в августе и теплый сентябрь с достаточным количеством осадков в сообществе верхнеальпийского подпояса.

4. Рост, вес генеративных и вес вегетативных побегов зависят от погодных условий текущего года. На вес генеративных побегов наибольшее влияние оказывают минимальные температуры в период их роста.

5. Между весом и высотой генеративных побегов установлена тесная корреляционная связь, что дает возможность определять продуктивность побегов без срезки травостоя, измерив в поле лишь высоту 50—100 побегов.

6. Установлена тесная корреляционная связь продуктивности субальпийского пестрокострового ценоза с продуктивностью его доминанта, что дает возможность определять продуктивность луга по продуктивности одного вида (проверено и подтверждено в 1979 г.).

7. Выявление зависимости продуктивности вида-доминанта и сообщества в целом от метеорологических условий целесообразно начинать с установления такой зависимости по отдельным слагаемым продуктивности — весу и численности вегетативных и генеративных побегов.

ЛИТЕРАТУРА

Гордеева Т. К., Казанцева Т. И. (1974). Учет динамики надземной массы в пустынно-степных сообществах МНР. В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л., Наука. — Дмитриев Е. А. (1972). Математическая статистика в почвоведении. М., Изд. МГУ. — Храмцова Н. Ф. (1974). Статистический метод определения биопродуктивности травяных ценозов. Бот. ж., 59, 6. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. Л., Изд. ЛГУ.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 IV 1981.

УДК 581.33 : 582.683.2

Л. Е. Беляева, Н. С. Фурса

ЭМБРИОЛОГИЯ *ALLIARIA OFFICINALIS (BRASSICACEAE)*. I. ФОРМИРОВАНИЕ МУЖСКИХ И ЖЕНСКИХ СТРУКТУР ЦВЕТКА И ИЗУЧЕНИЕ СОСТАВА ИХ ФЛАВОНОИДОВ

L. E. BELYAEVA, N. S. FURSA. THE EMBRYOLOGY OF *ALLIARIA OFFICINALIS* (*BRASSICACEAE*). I. FORMATION OF MALE AND FEMALE FLOWER STRUCTURES AND THE STUDY OF THE FLAVONOID COMPOSITION

Изучены формирование пыльцевых зерен и развитие зародышевых мешков у *Alliaria officinalis*. Установлено наличие гликофлавоноидов, представленных производными апигенина, в пыльниках, пыльцевых зернах, пестиках и семяпочках, причем впервые выявлена разнокачественность состава С-гликозидов в мужских и женских структурах цветка. Отмечено, что стенка пыльника развивается по типу однодольных, тип тапетума — секреторный, зрелые пыльцевые зерна — трехклеточные. Семяпочки — ана-кампилотропные, тенуинуцелятные; археспорий многоклеточный, зародышевый мешок развивается по Polygonum типу. Отмеченные примитивные признаки эмбриологических структур *Alliaria officinalis*, а также данные химических исследований позволяют подтвердить обоснованность выделении рода *Alliaria* в самостоятельную подтрибу и помещение ее в начале системы семейства крестоцветных.

Вопросы филогении и систематики отдельных родов, как и сем. *Brassicaceae* в целом, находят отражение в многочисленных работах. Мы избрали в качестве объекта исследования *Alliaria officinalis* Andrz., которая применялась в XVIII в. в России для лечения рака (Максимович-Амбодик, 1784). К числу лекарственных растений ее относят и в наши дни во Франции, Индии и других странах (Chopra et al., 1956; Garnier et al., 1961). В народной медицине *A. officinalis* используется в качестве противоцинготного, глистогонного, противоастматического, антисептического и ранозаживляющего средств (Сахобиддинов, 1948; Землинский, 1958; Золотницкая, 1965; Махлаюк, 1967; Ляликов, 1968; Комендар, 1971, и др.). Размолотые семена могут заменять горчичники. Кроме того, *A. officinalis* употребляют на Кавказе как заменитель чеснока, а во Франции специально культивируют как салатное растение (Заверуха, 1966).

У *A. officinalis* обнаружены эфирные горчичные масла, тиогликозиды, витамины, микроэлементы, флавоноиды (Горяев, 1952; Delaveau, 1958; Paris, Delaveau, 1962; Заверуха, 1966; Аманова, Юнусов, 1966; Фурса и др., 1976). Ее молодые листья богаты аскорбиновой кислотой и каротином. При изучении содержания некоторых биологически активных веществ на разных фазах развития растения отмечено, что в надземных органах аллилового масла, обусловливающего характерный запах, содержится в 20—30 раз больше, чем бензилового. Максимальное содержание тиогликозидов и бора обнаружено во время плодоношения. В цветущих верхушках побегов содержится до 6% гликозидов (Золотницкая, 1965), в семенах — около 30% высыхающего жирного масла (Барбарич и др., 1973).

Вызывают интерес результаты изучения состава флавоноидов и жирных масел более чем у 100 видов сем. *Brassicaceae* (Miller et al., 1965; Фурса, 1970; Фурса и др., 1972). Выяснено, что *A. officinalis* является пока единственным растением из сем. *Brassicaceae*, содержащим С-гликозиды или гликофлавоноиды, представленные производными апигенина (Paris, Delaveau, 1962; Фурса, 1970; Фурса и др., 1976). О-гликозиды флавонов обнаружены нами и в некоторых видах подтрибы *Sisymbriinae* (Котов, 1953), в то время как в видах остальных подтриб этой трибы и других триб *Brassicaceae* отмечены главным образом флавоноловые агликоны и их гликозиды (Буш, 1939; Котов, 1953). По данным газожидкостной хроматографии (Miller et al., 1965), в жирном масле *A. officinalis* содержание эруковой кислоты, одного из важнейших химических признаков сем. *Brassicaceae*, около 47%, в то время как у шести видов рода *Sisymbrium* L. — в пределах 13—23, а линоленовой кислоты — соответственно 4 и 34—43%.

В эмбриологическом отношении *A. officinalis* не изучена. Триба *Sisymbrieae*, в состав которой входит род *Alliaria*, эмбриологически изучена также недостаточно. Имеются лишь данные по эмбриологии отдельных видов родов *Sisymbrium* и *Arabidopsis* Heynh. (Vandendries, 1909; Полякова, 1964; Misra, 1966; Соколов, 1975; Яковлев, Алимова, 1976).

В настоящей работе изложены результаты исследований состава гликофлавоноидов и формирования мужских и женских структур цветка *A. officinalis*.

Материал и методика

Alliaria officinalis — древнетретичное растение, широко представлено во флоре СССР, произрастает в затемненных местах между кустарниками (Буш, 1939; Котов, 1953). Сбор материала для исследования проведен в апреле 1977 г. на о. Хортица. Обработка материала осуществлена по общепринятой цитоэмбриологической методике с применением окраски препаратов гематоксилином по Гейденгайну и Эрлиху кислым фуксином с подкраской метиленовым зеленым. Изучение препаратов проводили с помощью светового микроскопа МБИ-3. Микропрепараты зарисовывали с использованием рисовального аппарата РА-5 при увеличении 7×90. Локализацию флавоноидов обнаруживали с помощью 2%-го раствора хлорокиси циркония и слабого раствора аммиака на свежеприготовленных микропрепаратах. Изучение состава гликофлавоноидов в пыльниках, пыльцевых зернах, пестиках, разновозрастных семяпочках проведено методом двумерной хроматографии на бумаге с использованием следующих систем растворителей: I — н-бутиловый спирт—уксусная кислота—вода (4 : 1 : 2) и II — 15%-я уксусная кислота.

Результаты исследования

Как и у других видов сем. *Brassicaceae*, у *A. officinalis* образуется 6 тычинок, расположенных в два круга (2 короткие в наружном и 4 длинные во внутреннем). Пыльники 4-гнездные, объединены попарно в две теки, раскрываются продольно. При изучении состава гликофлавоноидов мужских и женских структур плотного, среднего, крупного и рыхлого бутонов, а также раскрытого цветка нами отмечено, что по мере развития бутонов при неизменяющемся наборе происходит накопление флавоноидных гликозидов. Качественный состав и относительное содержание отдельных флавоноидных соединений в пыльниках и пестиках раскрытых цветков *A. officinalis* представлены в таблице. При этом нами отмечена разнокачественность состава С-гликозидов, что наблюдалось и для других представителей сем. *Brassicaceae*, содержащих О-гликозиды флавонолов (Беляева, Фурса, 1978; Фурса, Беляева, 1978). Как и в случае О-гликозидов, состав гликофлавоноидов пыльников более разнообразный, чем у пестиков.

Формирование стенки пыльника осуществляется следующим образом. В пыльнике развивающейся тычинки субэпидермально закладывается первичный археспорий. Последний, делясь периклинально, образует париетальный слой и вторичный археспорий (рис. 1, *1*). Клетки париентального слоя делятся периклинально, образуя два вторичных париетальных слоя, из которых наружный дифференцируется в эндотеций, а центральный, претерпевая еще одно переклинальное деление, формирует средний слой и тапетум (рис. 1, *2*, *3*). Следовательно, стенка пыльника *A. officinalis* развивается по типу однодольных (Davis, 1966) или Umbelliferae-типу (Батыгина и др., 1963) и состоит из 4, местами 5 слоев: эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Формирование 4-слойной стенки пыльника заканчивается к тому времени, когда на плаценте плодолистиков появляются бугорки семяпочек.

В зрелом пыльнике клетки наружной стенки эпидермы утолщены.

Эндотеций наблюдается на всем протяжении развития пыльника. Стенки его клеток к моменту формирования 3-клеточных пыльцевых зерен утолщаются. Утолщение радиальных стенок эндотеция неравномерное, особенно они утолщаются в средней части, часто образуя поперечный выступ внутрь клетки. Большинство клеток эндотеция имеет фиброзные утолщения, за исключением клеток, расположенных в местах вскрытия пыльников.

Клетки эпидермы и эндотеция содержат хлоропласты, а позднее — хромопласты (рис. 1, *6*, *7*).

Средний слой эфемерный. Его клетки расположены в один ряд, местами — в два. Дезинтеграция клеток среднего слоя начинается с момента профазы в материнских клетках микроспор (рис. 1, *4*), но остатки его лизированных клеток можно наблюдать при формировании тетрад микроспор и даже одноядерных пыльцевых зерен.

Тапетум с наружной стороны пыльника является производным париетального слоя, а со стороны связника — меристематических клеток зачатка пыльника. Тип тапетума — секреторный. Дифференцированные клетки тапетума резко отличаются от остальных своими размерами (рис. 1, *4*). Когда в материнских клетках микроспор наблюдается профаза мейоза, в клетках тапетума проходят митозы, в результате чего почти все клетки становятся двуядерными, реже трехъядерными или же в одном ядре находится несколько ядрышек. На стадии тетрад в клетках тапетума обнаруживаются крахмал и запасной белок, цитоплазма становится более густой и окрашивается интенсивнее (рис. 1, *5*). В это

Качественный состав и относительное содержание отдельных флавоноидных соединений в пыльниках и пестиках раскрытых цветков *Alliaria officinalis* (по данным двумерной хроматографии на бумаге)

№ пятна	Окраска в УФ свете			Пыльники			Пестики		
	до проявления	после проявления		величина Rf в системах		относительное содержание отдельных веществ	величина Rf в системах		относительное содержание отдельных веществ
		3%-м раствором хлорокиси циркония	3%-м раствором хлорокиси циркония и парами аммиака	н-бутиловый спирт—уксусная кислота—вода (4 : 1 : 2) I	15%-я уксусная кислота II		н-бутиловый спирт—уксусная кислота—вода (4 : 1 : 2) I	15%-я уксусная кислота II	
1	—	Слабосалатная	Усиление салатной	0.71	0.04	+	—	—	—
2	—	То же	Салатно-желтая	0.41	0.11	+	—	—	—
3	—	» »	Усиление салатной	0.48	0.15	+	—	—	—
4	Темно-коричневая	Салатная	Салатно-желтая	0.44	0.34	++	0.48	0.36	+++
5	То же	»	Салатная	0.52	0.45	++	0.55	0.44	+++
6	—	Слабосалатная	Салатно-желтая	0.62	0.42	+	0.63	0.39	+
7	—	То же	Усиление салатной	0.61	0.51	+	0.61	0.50	+
8	»	Салатная	Салатно-желтая	0.32	0.53	+	0.34	0.51	++
9	—	Слабосалатная	То же	0.29	0.68	+	—	—	—
10	—	То же	» »	0.33	0.67	+	0.35	0.60	+
11	»	Салатная	Усиление салатной	0.38	0.67	+	0.41	0.64	++
12	—	Слабосалатная	Салатно-желтая	0.42	0.68	+	—	—	—
13	»	Салатная	Усиление салатной	0.47	0.67	+++	0.50	0.64	+
14	»	»	Салатно-желтая	0.23	0.82	++	0.24	0.78	+
15	»	»	Усиление салатной	0.37	0.87	+++	0.30	0.81	++

Примечание. +++ — значительные количества вещества (большое пятно с интенсивной флуоресценцией или окраской); ++ — заметные количества вещества (пятно с менее интенсивной, чем в первом случае, флуоресценцией или окраской); + — незначительные количества, обнаруживаемые только после обработки хроматограмм диагностическими реактивами; тире — соединение не обнаружено.

же время начинается разъединение клеток тапетума, полное разрушение клеток которого заканчивается к моменту формирования зрелых пыльцевых зерен (рис. 1, *7*).

Вторичные археспориальные клетки делятся периклинально, образуя три ряда спорогенных клеток (рис. 1, *4*). Клетки изодиаметричны по форме, имеют более густую цитоплазму, чем стенки пыльника, и крупные ядра, в которых нередко наблюдается до 3 ядрышек. В спорогенных клетках проходят митозы, в результате чего четкость рядов нарушается и в отдельных местах число рядов увеличивается до 4. Заканчиваются митозы к моменту завершения формирования стенки пыльника. Мейоз в материнских клетках проходит в большинстве случаев без нарушений. Во время мейоза они разъединяются, вокруг них образуется каллозная оболочка.

Образование микроспор проходит по симультанному типу. На стадии тетрад каллозные оболочки продолжают утолщаться и в некоторых микроспорах образуются кристы или гребни (рис. 1, *5*), что ранее отмечалось у *Crambe abyssinica* Hohst. (Беляева, 1967) и у видов других семейств (Романов, 1966).

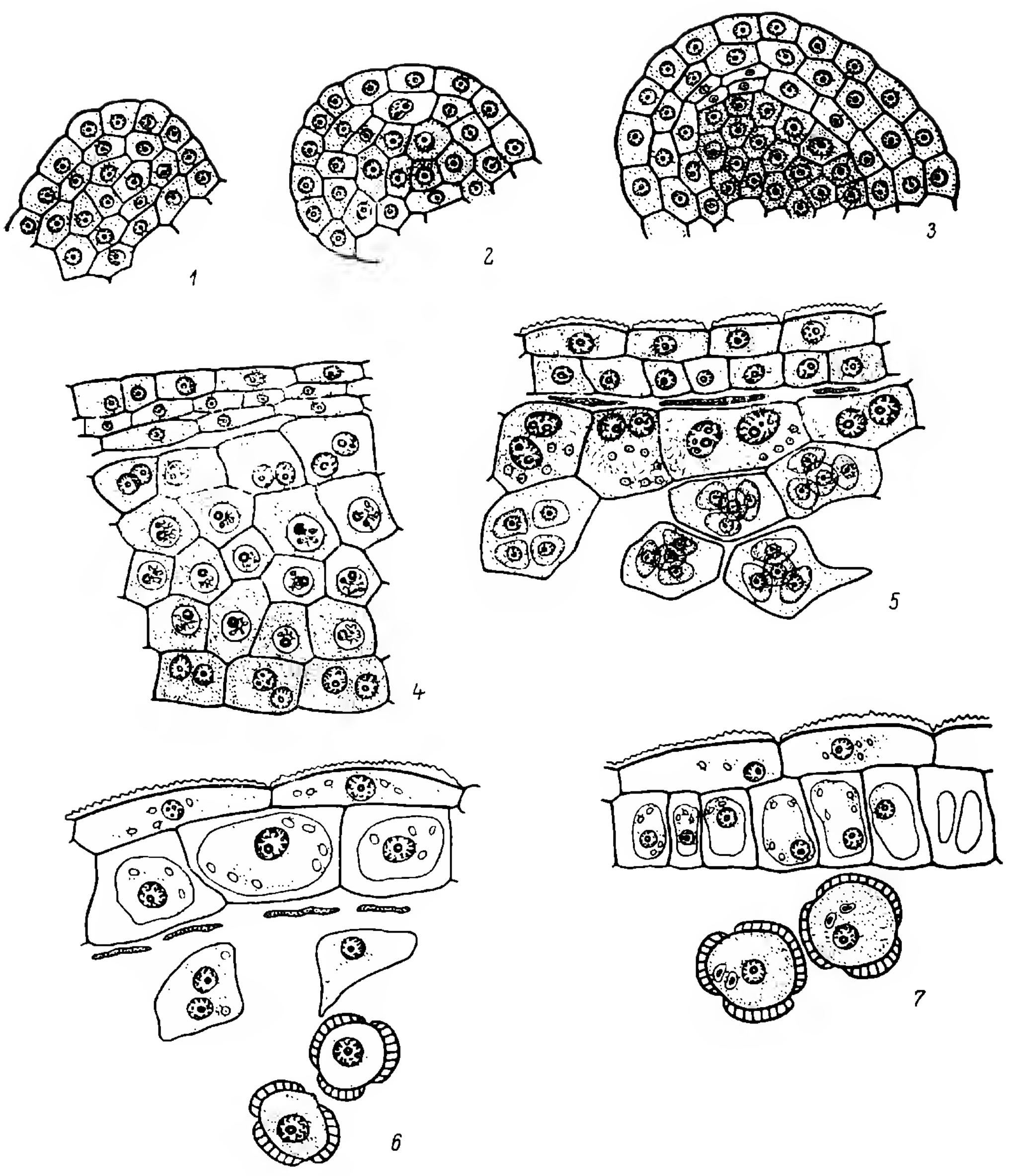


Рис. 1. Формирование стенки пыльника и пыльцевых зерен *Alliaria officinalis*.

1 — эпидерма и первичный археспорий; 2 — деление париетального слоя и дифференциация вторичного археспория; 3 — формирование среднего слоя и тапетума; 4 — 4-слойная стенка пыльника и мейоз в материнских клетках микроспор; 5 — лизирование клеток среднего слоя, тетрады микроспор, у отдельных из которых выражены утолщения каллозных оболочек в виде крист или гребней; 6 — хлоропласты в клетках эпидермы и фиброзного слоя стенки пыльника, остатки лизирующихся клеток среднего слоя, клетки тапетума и одноклеточные пыльцевые зерна; 7 — 2-слойная стенка пыльника, фиброзные утолщения в эндотеции, хромопласты в клетках эпидермы и эндотеция, трехклеточные пыльцевые зерна.

Формирование пыльцевых зерен осуществляется аналогично описанному ранее для видов сем. *Brassicaceae*. Первоначально развивающиеся пыльцевые зерна интенсивно растут и увеличиваются в размерах, утолщается экзина, появляется крупная вакуоль, смещающая ядро в пристенное положение, где и осуществляется его первое митотическое деление. Генеративная клетка линзообразной формы, по своим размерам значительно меньше вегетативной. Она вначале прижата к стенке пыльцевого зерна, затем начинает внедряться в цитоплазму вегетативной клетки. После окончания ее внедрения она делится, образуя два спермия, которые располагаются вблизи вегетативного ядра; они несколько изогнуты, концы их неодинаковы, один из них более широкий и тупой.

Хроматин в ядре спермия находится в рыхлом состоянии. Ядрышко не выражено (рис. 1, *7*).

В зрелых пыльцевых зернах вегетативное ядро часто имеет неправильные очертания или его границы плохо просматриваются вследствие наличия густой интенсивно окрашенной цитоплазмы.

Зрелые пыльцевые зерна трехклеточные, однородные по величине и форме, экзина трех-, редко четырех-пятипорован. Содержание мелких пыльцевых зерен незначительно. Пыльцевые зерна богаты С-гликозидами.

Завязь у видов сем. *Brassicaceae* образована двумя плодолистиками, по некоторым данным (Guedes, 1964; Eigner, 1973), — четырьмя. Плацентация — париетальная. Семяпочки закладываются по обеим сторонам от перегородки в виде прямых бугорков, расположенных перпендикулярно к плаценте (рис. 2, *1*). Необходимо отметить, что содержание фенольных соединений в плаценте более высокое, чем в семяпочках до оплодотворения и в первые дни после него. Семяпочек много, в процессе своего развития они изгибаются. Сформированные семяпочки тенуинуцелятные, ана-кампилотропные, почковидной формы. В меристематическом бугорке проходят митозы в эпидермальном и субэпидермальном слоях, преимущественно в антиклинальном направлении (в основании бугорка клетки более глубоких слоев делятся периклинально), в результате чего бугорок удлиняется, а основание его несколько расширяется (рис. 2, *2*). В его субэпидермальном слое дифференцируются первичные археспориальные клетки, отличающиеся от остальных энергичным ростом и более крупными ядрами (рис. 2, *3*). Из боковых клеток наружного слоя, делящихся периклинально, образуются инициали вначале внутреннего и почти сразу же за ним наружного интегументов. Базальная часть семяпочки формирует фуникулус. Оба интегумента закладываются двуслойными. Наружный интегумент растет быстрее, чем внутренний (рис. 2, *4*), и первым достигает верхушки нуцеллуса, несколько огибая ее ко времени образования тетрады мегаспор. Внутренний интегумент достигает верхушки нуцеллуса на стадии одноядерного зародышевого мешка (рис. 2, *8*), причем в апикальной части развивающейся семяпочки он не примыкает плотно к нуцеллусу, образуя небольшой свод. Эндостом довольно широкий и длинный. На продольных срезах в одном ряду канала микропиле содержится до 8—10 клеток, расположенных одна над другой. Наружный интегумент в апикальной части не примыкает к внутреннему. Экзостом по сравнению с эндостомом значительно короче, первоначально на стадии одно- и двуядерного зародышевого мешка в каждом продольном ряду канала микропиле содержится по две клетки. Позднее на стадии зрелого зародышевого мешка экзостом также немного удлиняется, но всегда остается короче эндостома. Экзостом по отношению к эндостому сдвинутый. Микропиле зигзагообразное.

В процессе развития интегументов их клетки делятся не только антиклинально, но и периклинально, в результате чего к моменту окончательного формирования зародышевого мешка наружный интегумент с дорсальной стороны становится 3-, а внутренний — 4-слойным. Число слоев внутреннего интегумента с вентральной стороны базальной части семяпочки больше. Еще до оплодотворения в интегументах наблюдается дифференциация его слоев, клетки наружной эпидермы внутреннего интегумента вытягиваются в тангентальном направлении, клетки интегументального тапетума — в радиальном, клетки внутренних слоев изодиаметричны. В наружном интегументе клетки внешней эпидермы становятся более крупными, чем в двух других его слоях.

Нуцеллус на стадии дифференциации археспориальных клеток в апикальной части состоит из двух, в базальной из трех вертикальных рядов. Когда археспориальные клетки дифференцируются в материнские клетки мегаспор, нуцеллус начинает изгибаться. Удлинение его базальной части осуществляется главным образом за счет вытягивания клеток и незначительного количества митотических делений в антиклинальном направлении. Апикальная часть нуцеллуса быстро разрушается. Так, на стадии двуядерного зародышевого мешка наблюдается и распад эпидермальных клеток верхушки нуцеллуса. Четырехъядерный зародышевый мешок занимает две трети разрушенного нуцеллуса. На стадии зрелого зародышевого мешка базальная часть нуцеллуса на продольных срезах представлена 3, у основания — 4 рядами клеток, в каждом из которых до 5—8 клеток. Когда зигота удлиняется, от базальной части нуцеллуса остается 8 клеток, расположенных по две в каждом ряду. Окончательно весь нуцеллус распадается ко времени образования 2- и 4-клеточных проэмбрио

В субэпидермальном слое апикальной части нуцеллуса закладывается несколько археспориальных клеток (рис. 2, *2*), из которых одна, редко две, занимающих самое верхнее положение, дифференцируются в материнские клетни мегаспор, причем происходит зто тогда, когда валики интегументов своими верхушками дорастают почти до половины боковых сторон нуцеллуса (рис. 2, *3*, *5*).

Иногда мы наблюдали семяпочки, у которых дифференцировалась одна архесиориальная клетка, занимаюнцая положение под кроющей клеткой (рис. 2, *6*). Она дифференцируется в материнскую клетку мегаспор несколько раньше по сравнению с другими семяпочками.

Материнские клетки мегаспор, претерпевая редукционное деление, образуют линейные тетрады мегаспор (рис. 2, *7*). В зародышевый мешок развивается халазальная мегаспора одной из тетрад. Параллельное развитие нескольких зародышевых мешков не наблюдалось.

Формирование зародышевого мешка осуществляется по Polygonum-типу, причем наблюдается довольно быстрый рост его в длииу. Двуядерный зародышеный мешок более чем в 2 раза превышает одноядерный и занимает всю апикальную часть разрушенного нуцеллуса, четырехъядерный по длине почти не отличается от полностью сформированного зародышевого мешка (рис. 2, *8—12*).

Сформированный зародышевый мешок прямой, в нем микропилярная часть шире халазальной. В микропилярной части и с боков он прилегает к интегументальному тапетуму, а халазальная его часть входит между разрушающимися клетками нуцеллуса (рис. 2, *13*).

Яйцевой аппарат состоит из двух синергид и яйцеклетки, имеющей грушевидную форму. Базальные концы синергид вытянуты и подходят к самому микропиле. В центральной клетке полярные ядра размещены вблизи яйцевого аппарата. Антиподы представлены тремя клетками, которые по размерам меньше клеток яйцевого аппарата. Они могут располагаться друг над другом в узком халазальном конце или одна располагается ниже, а две другие выше по обе стороны от нее. Ядра антипод довольно крупные, цитоплазма вакуолизирована. Антиподы зфемерны и дегенерируют до оплодотворения (рис. 2, *12*).

Таним образом, наряду с признаками прогрессивной зволюции (быстро разрушающийся нуцеллус, дегенерация антипод до оплодотворения) у *A. officinalis* отмечены также примитивные признаки, такие как медленная дезинтеграция среднего слоя стенки пыльника, ана-кампилотропная семяпочка, многоклеточный археспорий, более иоздняя его дифференциация, чем это наблюдалось нами у других представителей сем. *Brassicaceae*, прямой зародышевый мешок, длинное и довольно широкое микропиле, ранняя дифференциация клеток интегументов (до оплодотворения), которые характерны для более древних видов. Из представителей сем. *Brassicaceae* только у *A. officinalis* содержатся гликофлавоноиды. Возможно, это подтверждает целесообразность выделения подтрибы *Alliariinae* и расположения ее в составе трибы *Sisymbrieae* (Буш, 1939; Котов, 1953; Кууск, 1964). Однако в трибе *Sisymbrieae* объединены виды, в семяпочках которых наблюдается как одноклеточный археспорий, напрпмер у *Arabidopsis thaliana* Heynh. (Полякова, 1964; Соколов, 1975), так и многоклеточный, как у *Sisymbrium taraxicifolium* L. (Vandendries, 1909) и у *Alliaria officinalis.* Следует отметить, что местоположение рода *Arabidopsis* Heynh. в разных системах также неодинаковое. Так, В. В. Кууск (1964) располагает его довольно высоко по сравнению с тем, что мы видим в системах Н. А. Буша (1939) и М. И. Котова (1953), что, вероятно, вполне оправдано, если исходить из того, что наличие большого числа спорогенных клеток представляет собой примитивный признак. Скорость дезинтеграции нуцеллуса не зависит от числа спорогенных клеток. Антиподы дегенерируют до оплодотворения у *Alliaria officinalis*, *Berteroa incana* DC. (многоклеточный археспорий) (Беляева, Фурса, 1979) и у *Lepidium perfoliatum* L. (одноклеточный археспорий) (Беляева и др., 1977а). Почти с одинаковой скоростью осуществляется распад клеток нуцеллуса у *Lepidium perfoliatum* и *Alliaria officinalis.* У *Isatis tinctoria* L. так же, как и у *Alliaria*

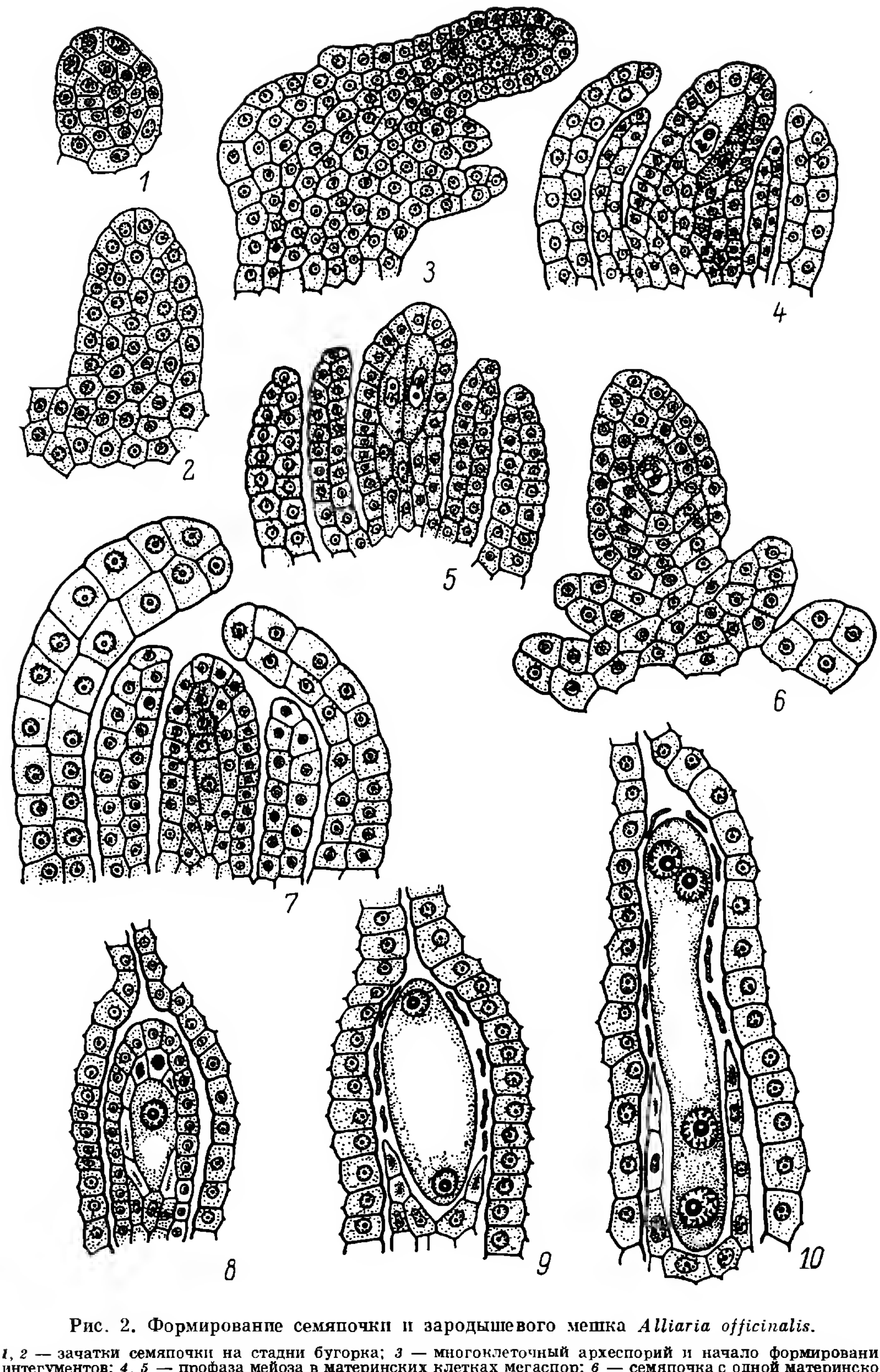


Рис. 2. Формирование семяпочки и зародышевого мешка *Alliaria officinalis*.

1, *2* — зачатки семяпочки на стадии бугорка; *3* — многоклеточный археспорий и начало формирования интегументов; *4*, *5* — профаза мейоза в материнских клетках мегаспор; *6* — семяпочка с одной материнской клеткой мегаспор, развивающейся под кроющей клеткой; *7* — линейная тетрада мегаспор; *8—11* — одно-, дву-, четырехъядерный и сформированный зародышевый мешок; *12* — сформированный зародышевый мешок; эфемерное существование антипод, проявляющих признаки дегенерации до оплодотворения; *13* — семяпочка на стадии зародышевого мешка, готового к оплодотворению.

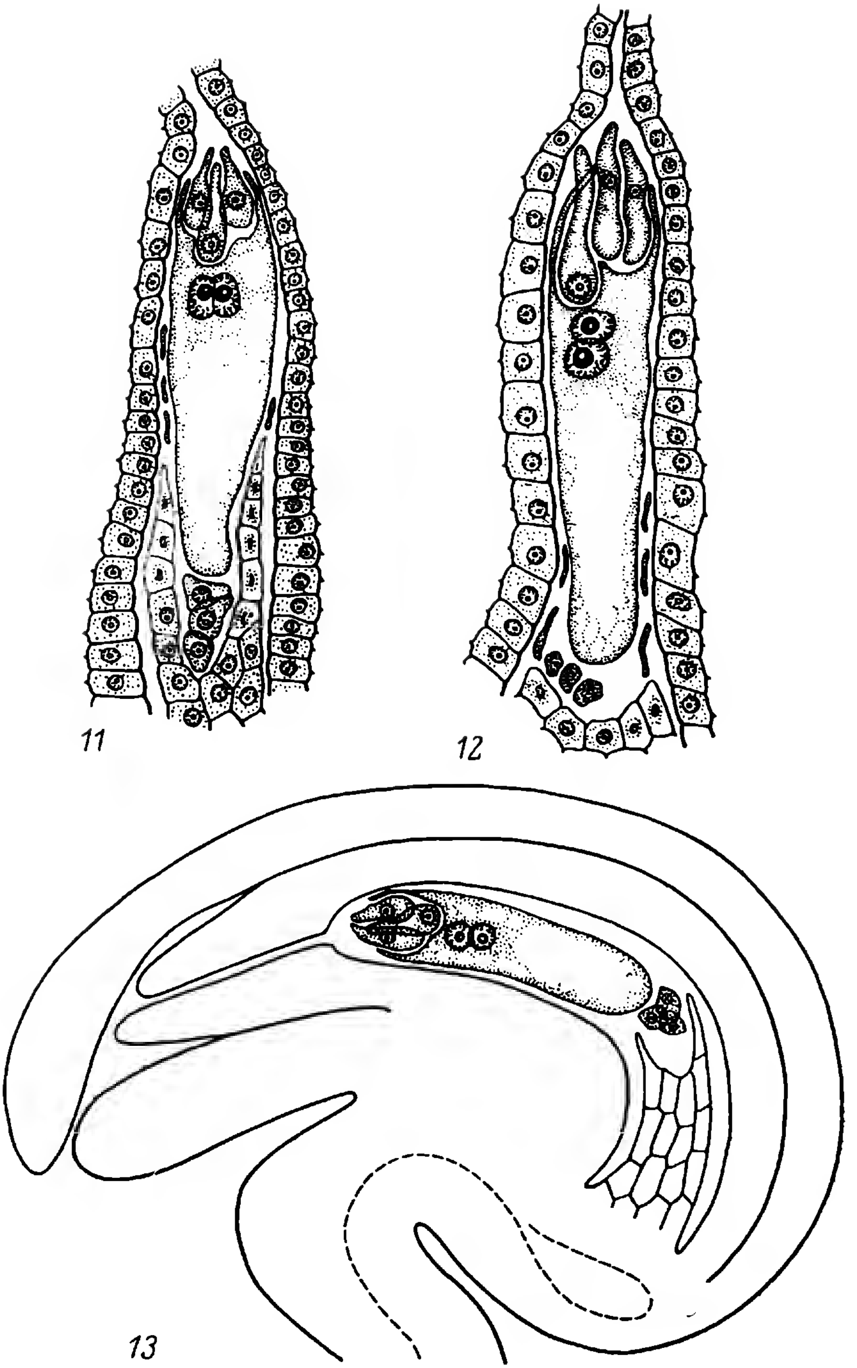


Рис. 2 (*продолжение*).

officinalis, археспорий многоклеточный (Беляева и др., 1977б), но нуцеллус дегенерирует значительно позднее.

Тип семяпочки является надежным таксономическим признаком (Савченко, 1973; Кордюм, 1978). У *A. officinalis* среди преобладающих тенуинуцелятных, ана-кампилотропных с многоклеточным археспорием семяпочек наблюдались иногда семяпочки с одной археспориальной клеткой, развивающейся под кроющей клеткой, что, очевидно, следует рассматривать как отклонение от нормы.

Накопление С-гликозидов в пыльниках и пестиках *A. officinalis*, как и О-гликозидов у других растений (Минаева, 1978), позволяет предполагать их активное участие в осуществлении процесса амфимиксиса. Гликофлавоноиды являются, вероятно, одним из источников углеводов. При росте пыльцевых трубок в первую очередь, по-видимому, используется глюкоза, которая находится в положении С-4′ молекулы дигликозида, а образующиеся в результате ферментативных процессов агликоны стимулируют прорастание пыльцевых зерен.

ЛИТЕРАТУРА

Аманова Н. М., Юнусов С. Ю. (1966). Содержание бора у крестоцветных (*Cruciferae*) Таджикистана. ДАН ТаджССР, 9, 11. — Барбарич А. І., Дубовик О. М., Стрелко Д. В. (1973). Жирноолійні рослини України. Київ, Наукова думка. — Батыгина Т. Б., Терехин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С. (1963). Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. Бот. ж., 48, 8. — Беляева Л. Е. (1967). Биология цветения и цитоэмбриология катрана абиссинского. Автореф. канд. дис. Запорожье. — Беляева Л. Ю., Фурса М. С. (1978). Розвиток пиляка, пилкових зерен і зародкових мішків *Syrenia cana* (Pill. et Mitt.) Neilr. Укр. бот. ж., 35, 3. — Беляєва Л. Ю., Фурса М. С. (1979). Формування чоловічих і жіночих структур квітки *Berteroa incana* DC. Укр. бот. ж., 36, 6. — Беляєва Л. Ю., Фурса М. С., Смиченко А. О. (1977а). Ембріологічне дослідження *Lepidium perfoliatum* L. Укр. бот. ж., 34, 3. — Беляєва Л. Ю., Фурса М. С., Смиченко А. О. (1977б). Біологія цвітіння та плодоутворення *Isatis tinctoria* L. Укр. бот. ж., 34, 4. — Буш Н. А. (1939). Сем. крестоцветные — *Cruciferae*. В кн.: Флора СССР, 8. Л., Изд. АН СССР. — Горяев М. И. (1952). Эфирные масла флоры СССР. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — Заверуха Б. В., (1966). Дикорослі рослини — джерело вітамінів. Київ, Здоров'я. — Землинский С. Е. (1958). Лекарственные растения СССР. М., Медгиз. — Золотницкая С. Я. (1965). Лекарственные ресурсы флоры Армении. Ереван, Изд. АН АрмССР. — Комендар В. І. (1971). Лікарські рослини Карпат. Ужгород, Карпати. — Кордюм Е. Л. (1978). Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, Наукова думка. — Котов М. И. (1953). Родина Хрестоцвіті — *Cruciferae*. В кн.: Флора УРСР, 5. Київ, Вид. АН УРСР. — Кууск В. В. (1964). Крестоцветные (*Cruciferae* B. Juss.) Эстонской ССР. Автореф. канд. дис. Тарту. — Ляликов С. И. (1968). Лекарственная флора Молдавии. Кишинев, Изд. МССР. — Махлаюк В. П. (1967). Лекарственные растения в народной медицине. Саратов, Приволж. книжн. изд. — Максимович-Амбодик Н. (1784). Врачебное веществословие. СПб. — Минаева В. Г. (1978). Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. Автореф. докт. дис. Тбилиси. — Полякова Т. Ф. (1964). Развитие мужского и женского гаметофитов у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. В кн.: Исследования по генетике, 2. Л., Изд. ЛГУ. — Романов И. Д. (1966). Специфические особенности развития пыльцевых злаков. ДАН СССР, 96, 2. — Савченко М. И. (1973). Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., Наука. — Сахобиддинов С. С. (1948). Дикорастущие лекарственные растения Средней Азии. Ташкент, Изд. УзССР. — Соколов І. Д. (1975). Розвиток насінного зачатка у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Укр. бот. ж., 32, 5. — Фурса Н. С. (1970). Фенольные соединения некоторых видов семейства крестоцветных. Автореф. канд. дис. Запорожье. — Фурса Н. С., Беляева Л. Е. (1978). Качественный состав и количественное содержание гликозидов в цветках *Diplotaxis tenuifolia* DC. Растит. ресурсы, 14, 3. — Фурса Н. С., Литвиненко В. И., Зоз И. Г., Черных Н. А., Корещук К. Е. (1972). Перспективность исследования флавоноидных соединений видов семейства крестоцветных. В кн.: Современные проблемы фармацевтической науки и практики. Киев, Изд. МЗ УССР. — Фурса Н. С., Литвиненко В. И., Корещук К. Е. (1976). Гликофлавоноиды чесночника лекарственного. Тез. III Всес. симп. по фенольным соединениям. Тбилиси, Изд. АН ГССР. — Яковлев М. С., Алимова Г. К. (1976). Эмбриогенез у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Бот. ж., 61, 1. — Chopra R. N., Navan S. L., Chopra I. C. (1956). Glossary of Indian medicinal plants. New Delhi. — Davis L. (1966). Systematik embryology of the Angiosperms. N. Y. etc. — Delaveau P. (1958). Variations de la teneur en heterosides a senevol de l'*Alliaria officinalis* L. an cours de la vegetation. C. r. Acad. Sci., 246, 12. — Eigner J. (1973). Zur Stempel und Fruchtenwichlung ausgewahlter *Brassicaceae* (*Cruciferae*) unter neueren Gesichspunkten der Blütenmorphologie und der Systematik. Beitr. Biol. Pflanz., 49, 3. — Garnier G., Bezauger-Beauöuesue L., Debraux G. (1961). Ressorces medicinales de la flore Francaise. Paris. — Guedes M. (1964). Le gynecée des Cruciferes septum es stigmetes. C. r. Acad. Sci., 259, 12. — Miller R. W., Earle F. R., Wolff I. A., Jones Q. (1965). Search for New industrial Oils, XIII. Oils from 102 species of *Cruciferae*. J. Amer. Oil. Chem. Soc., 42. — Misra R. C. (1966). Morphological studies on *Sisymbrium irio* Linn. L. Ind. Bot. Soc., 46, 1—2. — Paris R.-R., Delaveau P. (1962). Isolement d'un nonvel heteroside flavonique l'«alliaroside» des feuilles de l'*Alliaria officinalis* Andrz. (*Cruciferae*). C. r. Acad. Sci., 254, 5. — Vandendries R. (1909). Contribution l'etude du developpement des Cruciferes. Cellule, 25, 2.

Запорожский медицинский институт.

Получено 10 I 1980.

УДК 581.3 : 581.14 : 582.475.4

Е. В. Дмитриева

ДИНАМИКА ПРИРОСТА СОСНЫ В ЛЕСОСТЕПИ РУССКОЙ РАВНИНЫ

E. V. DMITRIEVA. THE DYNAMICS OF THE GROWTH RATE OF PINE IN THE FOREST-STEPPE OF THE RUSSIAN PLAIN

На основании анализа радиального прироста 60 модельных деревьев, взятых из основных типов сосновых лесов центральной лесостепи, показана динамика прироста сосны. Основными циклами прироста являются вековой с периодом около 90 лет и 11-летний. Даны математические модели хода роста в различные периоды векового цикла и связи прироста с солнечной активностью. Произведен прогноз прироста сосны до 2002 г.

Определяющими факторами прироста древостоев являются свет, тепло и влага. Цикличность хода солнечной активности, опосредованная изменениями температуры и осадков, вызывает значительные колебания прироста древостоев как по отдельным годам, так и по различным климатическим периодам.

Вопрос о необходимости учета многолетних колебаний прироста и фактического ежегодного прироста древесины давно ставится экономистами различных стран, в том числе и советскими.

Наиболее широко изучение связи прироста деревьев с климатом проводится в США; с начала нашего столетия здесь работает лаборатория по изучению годичных колец деревьев (Laboratoriy of tree-ring research), основанная A. Douglass (1919, 1928, 1936). Итоги многолетних исследований приведены в монографии H. Fritts (1976).

Значительны достижения по этой проблеме ученых западноевропейских, особенно скандинавских стран.

В СССР работы по дендроклиматологии, дендрохронологии и дендроиндикации особенно широко начали развиваться в последние 15—20 лет. Опубликованы труды трех всесоюзных совещаний (Вильнюс, 1968; Каунас 1972; Архангельск 1978); монографии Т. Т. Битвинскаса (1974), А. А. Молчанова (1976), Б. А. Колчина, Н. Б. Черных (1977), Н. В. Ловелиуса (1979); проблемные статьи В. Е. Рудакова (1951), С. Г. Шиятова (1964), Л. Г. Полозовой и С. Г. Шиятова (1975) и Г. Е. Комина (1978). Цикличности прироста деревьев и ряда природных явлений непосредственно в зоне лесостепи посвящены работы М. П. Скрябина (1946, 1964 и др.) и С. И. Костина (1961, 1965 и др.). Интересны исследования и многих других ученых нашей страны.

Целью нашей работы было изучение динамики прироста сосны лесостепи, выявление основных ритмов колебаний прироста и их зависимости от основных гелиогеофизических факторов, разработка математической модели этой связи, модели связи роста с периодами вековой и 11-летней цикличности изменений самого прироста, подход к возможности прогноза прироста.

Исследования проводили на материале, собранном автором в зоне центральной лесостепи (Воронежская обл.).

В основных типах чистых высокополнотных сосновых лесов было заложено 14 пробных площадей, на которых для анализа хода роста взято 60 модельных деревьев. Подбор пробных площадей одного ряда роста и развития и камеральная обработка осуществлялись по методике Н. В. Третьякова (Третьяков и др., 1952) и В. В. Загреева (1978). Для каждого древостоя определены типы роста по основным таксационным показателям.

Наибольшее число пробных площадей заложено в сосняках сложных I и Ia классов бонитета и в сосняках-черничниках сложных I класса бонитета,[1] меньше — в сосняках II класса бонитета, имеющих небольшое распространение.

В центральной лесостепи господствующим типом леса является сосняк сложный из *Pinus sylvestris* L.[2] с густым порослевым подростом *Tilia cordata*

---

[1] Классификация сосновых лесов по типам леса произведена по типологии, разработанной В. Н. Сукачевым (1938). Более подробное почвенно-типологическое описание лесов лесостепи дано Г. Л. Ремезовой (1959).

[2] Латинские названия растений приведены по П. Ф. Маевскому (1964).

Mill. Древостой здесь I, реже Iа классов бонитета. В сосняках Iа классов бонитета в возрасте 100 лет сосна достигает 35 м высоты при среднем диаметре 50 см. Запас при полноте 1.0 — 750 м^3/га. Древостои развиваются по 7-му типу роста в высоту, 4-му — по диаметру, 1-му — по видовому числу. Эти сосняки расположены на плоских, достаточно увлажненных и хорошо дренируемых участках речных террас, для которых характерны глубокие песчаные серые лесные почвы.[3] Грунтовые воды — на глубине более 1.5 м.

Сосняки сложные I класса бонитета по составу древостоя, характеру подлеска и травяного покрова сходны с сосняками Iа бонитета. В возрасте 100 лет они достигают 29 м высоты при среднем диаметре 36 см. Запас при полноте 1.0 более 600 м^3/га. Характерен 8-й тип роста в высоту, 7.5 — по диаметру и 2.5 — по видовому числу. Сосняки расположены на плоских или слегка волнистых участках речных террас с серыми лесными песчаными почвами. Грунтовые воды — на глубине более 1.5—2.0 м.

I классом бонитета таксируются и сосняки черничные сложные. Для них характерны подлесок из липы и значительное участие черники в травяном покрове. Сосняки развиваются по 6-му типу роста в высоту, 8-му — по диаметру и 0.5 — по видовому числу. В 100 лет сосна достигает 30 м в высоту и имеет диаметр 38 см. При полноте 1.0 запас древостоев — около 600 м^3/га. Эти сосняки занимают хорошо увлажненные участки речных террас с достаточным дренажем и обычно расположены вблизи лесных речек. Почвы здесь серые лесные песчаные, местами оглеенные. Грунтовые воды — на глубине около 1 м.

Сосняки II класса бонитета в центральной лесостепи занимают местообитания, менее богатые по почвенному плодородию. Для них характерен более замедленный темп роста в молодом возрасте, древостои относятся к 9-му типу роста в высоту.

Сосняк вейниковый расположен на слабо выраженных плоских повышениях рельефа со сравнительно бедными почвами и глубоким уровнем грунтовых вод. В 100-летнем возрасте древостои достигают 27 м высоты и 38 см в диаметре, запас при полноте 1.0 — свыше 450 м^3/га. Ход роста в высоту идет по 9-му типу роста, по диаметру — по 7-му. Характерны слабое развитие подлеска и сплошной покров из *Calamagrostis arundinaceae* Roth.

Сосняк сложный с низкорослым дубом во втором ярусе оценивается II классом бонитета. В 100-летнем возрасте сосна достигает 27 м высоты и 44 см в диаметре. Запас при полноте 1.0—500 м^3/га. Характерен рост в высоту по 9-му типу и по диаметру — по 7-му. Этот сосняк располагается несколько ниже по рельефу, чем сосняк вейниковый, но все еще на повышенных участках по отношению к соснякам сложным. Почвы здесь в значительной степени сходны с теми, которые наблюдаются под сосняком вейниковым, и уровень грунтовых вод все еще глубок.

Сосняк черничный в центральной лесостепи оценивается II классом бонитета. Средняя высота сосны в возрасте 100 лет 27.7 м, диаметр — 36 см., запас при полноте 1.0 — свыше 500 м^3/га. Характерен рост в высоту по 9-му типу и по диаметру— по 10-му. В покрове господствует черника. Сосняк занимает плоские замкнутые блюдцеобразные понижения с дерново-подзолистыми оглеенными песчаными почвами. Уровень грунтовых вод — 1.1 м.

Для исследования динамики прироста у модельных деревьев брали спил на высоте 1.3 м. Прирост измеряли по северному и южному радиусам за каждый календарный год, затем вычисляли среднее. Измерения производили под бинокулярным микроскопом МБС-2 с точностью до 0.05 мм.

Для выявления цикличности в динамике прироста первичные данные обрабатывали методом скользящих средних, вычислением индексов прироста и повторной обработкой методом скользящих уже самих индексов. Расчет данных на ЭВМ произведен О. Н. Шульгиным по специально составленной программе.[4]

На первом этапе обработки исключали фактор возраста и вековой цикл прироста деревьев. Это удалось сделать применением 21-летних скользящих. Обработка произведена для каждого местообитания (типа леса) и для всех

---

[3] Здесь и далее названия почв даны по П. Г. Адерихину (1963).

[4] За что автор выражает О. Н. Шульгину глубокую благодарность.

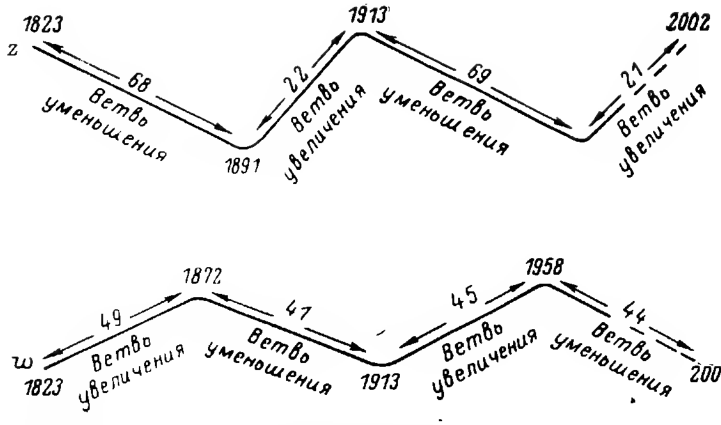


Рис. 1. Схема вековых циклов прироста сосны в центральной лесостепи и вековых циклов солнечной активности.

z — вековой ход прироста, w — вековой ход солнечной активности, *штриховая линия* — прогноз.

сосняков в целом. В результате анализа выделена цикличность со следующими периодами: близким к вековому (90 лет), около 18 лет (18.1), 11 лет (10.9) и около 5 лет — раздвоение 11-летнего цикла.

Исследования охватывают период с 1819 по 1976 г., который почти в точности совпадает с 1.5-вековыми циклами прироста деревьев (рис. 1). Ход векового цикла прироста сосны оказался сходным для различных местообитаний лесостепи Воронежской обл. Продолжительность векового цикла составляет 90 лет, ветвь увеличения прироста продолжается 21—22 года, ветвь уменьшения — 68—69 лет. Если прирост в годы минимума векового цикла принять за 100%, то прирост в годы максимума увеличивается более чем в 2 раза, т. е. амплитуда прироста в вековом цикле составляет свыше 200%.

При изучении цикличности прироста произведен анализ отдельных ветвей векового цикла и связи векового хода изменения прироста с цикличностью солнечной активности выделяемой гелиофизиками (Афанасьев, 1967; Витинский, 1973, 1978; Оль, 1977). Исследование ставило целью попытаться вскрыть закономерности явлений; был использован метод аналогов, часто применяемый в метеорологии.

Анализ динамики прироста сосны и изменений солнечной активности показал: средняя продолжительность фаз спада кривой в вековом цикле — 68.5 года, а фаз подъема — 21.5 года; максимальные значения прироста сосны и минимума активности Солнца в вековом цикле совпадают.

Произведен расчет коэффициентов корреляции и построены математические модели связи прироста с солнечной активностью за весь период наблюдения и по отдельным участкам векового цикла прироста — ветвям роста, спада и участкам параллельного хода изменений прироста и солнечной активности.

Для всего периода наблюдения в целом характерна значительная отрицательная корреляционная связь ($\eta=0.6$) векового хода прироста с вековым ходом солнечной активности.

При анализе ветвей увеличения и уменьшения прироста выявлена тесная отрицательная связь с солнечной активностью: η — от 0.902 до 0.994. Уравнения связи дают возможность вычислить прирост древостоев, усредненный за 21 год, на любом заданном участке циклической кривой за любое количество лет.

На наиболее интересующем нас участке — ветвь увеличения прироста в ходе векового цикла — коэффициент корреляции r равен -0.994 ± 0.003, связь линейная и описывается уравнением вида

$$y = 3.248 - 0.05669X, \qquad (1)$$

где y — годичный прирост, в мм, сглаженный 21-летней скользящей; X — солнечная активность (в числах Вольфа), сглаженная за 22-летний период.

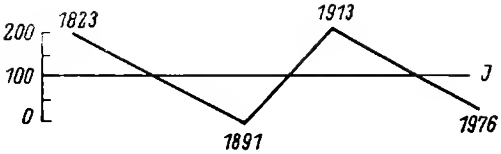


Рис. 2. Схема вековых циклов прироста сосны при исключении фактора возраста.

J — индексы (отклонения в процентах 21-летней скользящей от прямой, принятой за 100%)

По прогнозу гелиофизиков вековой минимум солнечной активности ожидается в 2002 (±2) г. Очевидно, по аналогии с предыдущими циклами в этот период будет максимум в приросте сосны в вековом цикле и в 2002 (±2) г. следует ожидать максимума их годичного прироста. Продолжительность ветви подъема кривой прироста в вековом цикле около 22 лет. Видимо, подъем прироста древостоев начнется около 1982 (±2) г. Величина их годичного прироста за любой интересующий нас период в фазе подъема векового цикла может быть рассчитана по формуле (1). Продолжительность ветви спада прироста в среднем составляет 68.5 лет. И здесь обнаруживается тесная отрицательная корреляционная связь с вековым ходом солнечной активности: $r_1=0.902\pm0.03$.

Связь прироста с солнечной активностью описывается уравнением вида

$$y=0.5054+0.0689X-0.00147X^2+0.00001X^3. \tag{2}$$

На участках параллельного хода кривых прироста и солнечной активности в вековом цикле отмечена тесная положительная корреляция. Связь линейная и описывается уравнением вида

$$y=0.11165+0.00709X,\quad r=0.997\pm0.0007. \tag{3}$$

На рис. 2 приведена схема вековых циклов прироста сосны при исключении фактора возраста — показан вековой ход изменения индексов прироста.

Как показали расчеты, значения индексов годичного прироста в эпоху максимума векового цикла в 1.85 раза выше, чем в эпоху минимума.

Связь индексов прироста с солнечной активностью аппроксимируется линейными уравнениями вида:

а) для ветви роста

$$y=274.3147-5.2732X,\quad r=-0.997\pm0.001; \tag{4}$$

б) для ветви спада

$$y=141.8137-0.6222X,\quad r=-0.919\pm0.025; \tag{5}$$

в) на участке параллельного хода прироста деревьев и солнечной активности

$$y=23.5033+0.6323X,\quad r=0.997\pm0.001. \tag{6}$$

Произведен анализ зависимости векового хода прироста y от года X ветвей подъема и спада векового цикла прироста деревьев (временные ряды). Выявлена тесная положительная корреляционная связь для ветви увеличения векового цикла ($r=0.994\pm0.002$) и отрицательная — для ветви уменьшения ($r=-0.984\pm0.004$).

Выявленные связи аппроксимируются линейными уравнениями вида:

а) для ветви роста

$$y=1.225+0.03311X, \tag{7}$$

б) для ветви спада

$$y=1.5951-0.01833X. \tag{8}$$

Зависимость векового хода индексов y от года X ветвей роста и спада векового цикла прироста также обнаруживает очень высокую корреляционную связь и аппроксимируется линейными уравнениями вида:

а) для ветвей роста

$$y=76.623+3.08018X,\quad r=0.998\pm0.001; \tag{9}$$

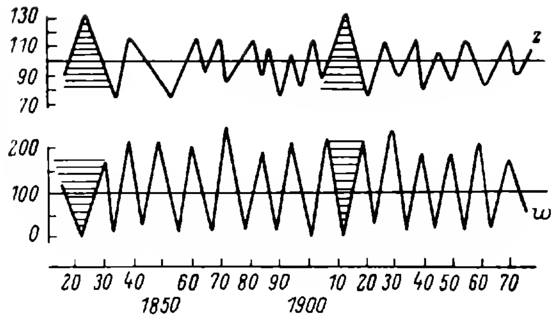


Рис. 3. 11-летние циклы прироста сосны z и 11-летние циклы солнечной активности w (вековой цикл исключен).

Заштрихованы вершинные в вековом ходе циклы прироста и соответствующие им циклы солнечной активности. *По оси абсцисс* — календарные годы, *по оси ординат* — индексы прироста z и индексы солнечной активности w, %.

б) для ветвей спада

$$y = 129.444 - 1.119X,$$
$$r = -0.964 \pm 0.009. \qquad (10)$$

Уравнения регрессии (1), (4), (7) и (9) имеют непосредственное прогностическое значение — используя прогноз гелиофизиков и полученные связи, мы можем рассчитать прирост на ветви роста векового цикла вплоть до 2002 (±2) г.

11-летний цикл прироста древостоев исследован также за период с 1819 по 1976 г. Этот период охватывает собою 14 полных 11-летних циклов прироста.

Анализ показал, что ход прироста сосны в различных местообитаниях центральной лесостепи достаточно однороден как в 11-летних, так и в вековых циклах и несколько различается лишь величиной амплитуды колебания прироста в пределах каждого конкретного цикла.

Различие в величине амплитуды колебания прироста сосны в пределах 11-летних циклов по отдельным местообитаниям невелико и целиком зависит от условий увлажнения — глубины грунтовых вод, проточности или застойности увлажнения. Наибольшей амплитудой колебания прироста сосны в пределах вековых и 11-летних циклов обладают сосняки черничные. Самая небольшая амплитуда характерна для тех вариантов сосняков черничных сложных, которые располагаются вблизи рек на плоских участках террас с близким уровнем грунтовых вод и отсутствием застойного увлажнения. Наиболее распространенные в центральной лесостепи сосняки сложные обладают средней по сравнению с вышеперечисленными типами леса амплитудой колебания прироста.

Так как различие в величине амплитуды колебания прироста сосны в пределах 11-летних циклов по отдельным местообитаниям невелико, приводимая ниже характеристика 11-летнего цикла прироста дается на основании анализа графика, обобщенного для всех местообитания (рис. 3). Эти же данные в большой степени являются характеристикой наиболее распространенного в центральной лесостепи сосняка сложного.

Анализ материалов проведенного нами исследования позволяет сделать следующие заключения:

1. Средняя продолжительность цикла составляет 10.9 лет с колебаниями по отдельным циклам от 6 до 16 лет.

2. Средняя амплитуда колебаний прироста по скользящей кривой в 11-летнем цикле составляет 31% с колебаниями по отдельным циклам от 18 до 56% от многолетней средней.

3. Средняя амплитуда колебаний индексов прироста деревьев составляет 47% с колебаниями по отдельным циклам от 30 до 80%.

4. При значительном колебании характеристик отдельных циклов оба вершинных[5] в вековом ходе прироста 11-летних цикла имеют сходные характеристики: а) продолжительность обоих циклов равна 16 годам; б) амплитуда колебания прироста по скользящей кривой равна 56%; в) амплитуда колебания индексов прироста равна 80%; г) годы максимума прироста в обоих вершинных 11-летних циклах совпадают с годами абсолютного минимума солнечной активности в ее вековом ходе; д) годы максимума прироста в вершинных 11-лет-

---

[5] 11-летний цикл, максимум которого совпадает с максимумом векового цикла прироста, является вершинным.

них циклах являются годами максимума прироста в ходе вековых циклов прироста; е) кривая изменения прироста в вершинном 11-летнем цикле зеркально противоположна кривой изменения солнечной активности в соответствующем 11-летнем цикле; ж) ход кривой прироста в 11-летнем цикле противоположен ходу соответствующего цикла солнечной активности; з) характерным для вершинного 11-летнего цикла текущего векового цикла прироста является равная продолжительность ветви увеличения и снижения прироста деревьев; максимум прироста приходится на восьмой год развития цикла.

При разработке прогноза 11-летнего цикла, являющимся вершинным в вековом ходе прироста, ожидаются следующие характеристики основных параметров этого цикла по аналогии с предшествующими вершинными циклами.

Год максимума прироста древостоя в 11-летнем цикле, а также в вековом цикле наступит в 2002 (±2) г. (эпоха минимума солнечной активности).

Продолжительность вершинного цикла прироста древостоя ожидается в 16 лет. При максимуме в 2002 г. годами минимума должны быть 1994 (год окончания предыдущего 11-летнего цикла) и 2010 гг. Амплитуда прироста (по скользящей кривой) между годами максимума (2002 г.) и минимума (2010 г.) составит 56%. Амплитуда индексов прироста (отклонения годичного прироста от 21-летней скользящей) составит 80%. Превышение прироста над средним будет около 30% по значению скользящей кривой и около 40% по значению индексов.

Связь прироста с солнечной активностью на ветвях подъема и спада вершинного в вековом ходе 11-летнего цикла прироста тесная, обратная и аппроксимируется уравнениями вида:

а) для ветви роста

$$y = 122.68 - 0.4413X, \quad r = -0.905 + 0.64; \tag{11}$$

б) для ветви спада

$$\left.\begin{aligned} y &= 140.179 - 3.0578X + 0.5893X^2 - 0.0003X^3, \\ \eta &= 0.676 \pm 019. \end{aligned}\right\} \tag{12}$$

В уравнениях (11), (12) y — индекс прироста усредненный скользящей кривой; X — солнечная активность.

Продолжительность 11-летнего цикла, предшествующего вершинному, ожидается в 12 лет — приблизительно с 1983 по 1994 г. Год максимума прироста должен быть около 1987—1989. Эти даты являются противофазами соответствующего 11-летнего цикла солнечной активности, имеющего зеркально противоположный ход по отношению к ходу прироста древостоев.

Текущий 11-летний цикл имеет менее ясные прогностические характеристики. Цикл начался в 1973 г. Год его максимума — около 1975, год минимума — около 1980—1982. По аналогии с соответствующим 11-летним циклом на ветви увеличения прироста в вековом цикле амплитуды колебаний прироста должны составлять до 30—40% от многолетней средней.

Прогноз хода увеличения прироста в вековом цикле может считаться достаточно надежным, как и прогноз вершинного 11-летнего цикла. Менее надежен прогноз второго предвершинного цикла.

На основании проведенного анализа можно утверждать, что приблизительно с 1980—1982 по 2000—2002 гг. ожидается неуклонное возрастание прироста сосновых древостоев. В максимуме векового цикла прирост достигнет более 200% по сравнению с эпохой минимума в связи с тем, что максимум векового цикла совпадает с годами максимума прироста в 11-летнем цикле.

Выявление динамики прироста сосны в центральной лесостепи и подход к возможности прогноза прироста на несколько десятилетий вперед являются основным результатом исследования.

Полученные результаты имеют не только теоретическое, но и практическое значение, так как такие существенные изменения прироста нельзя не учитывать при проектировании лесосырьевых баз, развертывании крупных лесопромышленных комплексов и проведении лесохозяйственных мероприятий.

ЛИТЕРАТУРА

Адерихин П. Г. (1963). Почвы Воронежской области. Воронеж, Изд. Воронеж. гос. унив. — Афанасьев А. Н. (1967). Колебания гидрометеорологического режима на территории СССР. М., Наука. — Битвинскас Т. Т. (1974). Дендроклиматические исследования. Л., Гидрометеоиздат. — Витинский Ю. И. (1973). Цикличность и прогнозы солнечной активности. Л., Наука. — Витинский Ю. И. (1978). К вопросу об экстремумах 11-летних циклов солнечной активности. Солнечные данные, 4. — Загреев В. В. (1978). Географические закономерности роста и продуктивности древостоев. М., Лесная промышленность. — Колчин Б. А., Черных Н. Б. (1977). Дендрохронология Восточной Европы. М., Наука. — Комин Г. Е. (1978). Цикличность в динамике лесов Зауралья. Автореф. докт. дис. Свердловск. — Костин С. И. (1961). Солнечная активность и влияние ее на прирост деревьев и состояние лесных насаждений в центральной части лесостепи Русской равнины. Тр. ГГО, 11. — Костин С. И. (1965). Связь колебаний прироста с солнечной активностью. Лесн. хоз., 4. — Ловелиус Н. В. (1979). Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. Л., Наука. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. Л., Колос. — Матервалы Всесоюзного совещания — научной конференции по вопросам дендрохронологии и дендроклиматологии. (1968). ФТИ АН СССР, Инст. бот. АН ЛитССР, Лит. НИИ лесн. хоз. Вильнюс. — Материалы II Всесоюзного совещания по дендрохронологии и дендроклиматологии. (1972). Инст. бот. АН ЛитССР, ФТИ АН СССР. Каунас. — Молчанов А. А. (1976). Дендроклиматические основы прогнозов погоды. М., Наука. — Оль А. И. (1977). Прогноз солнечной и геомагнитной активности в цикле № 21. Солнечные данные, 12. — Полозова Л. Г., Шиятов С. Г. (1975). Структура колебаний индексов ширины годичных колец деревьев, произрастающих вблизи полярной границы леса. Тр. ГГО, 354. — Ремезова Г. Л. (1959). Типы леса Воронежского заповедника. Тр. Воронеж. гос. заповед., 8. — Рудаков В. Е. (1951). Метод изучения влияния колебаний климата на толщину годичных колец деревьев. ДАН АрмССР, 13. — Скрябин М. П. (1946). Вековые циклы природных условий и боровая растительность лесостепи. Тр. Воронеж. гос. заповед., 3. — Скрябин М. П. (1964). Условия среды и взаимоотношения между древесными породами в Усманском бору в ходе последнего векового цикла. Тр. Воронеж. гос. заповед., 14. — Сукачев В. Н. (1938). Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., Гослестехиздат. — Тезисы докладов к III Всесоюзной конференции по дендроклиматологии (1978). Архангельский лесотехн. инст., Комиссии по дендроклиматическим исследованиям АН СССР, Архангельский инст. леса и лесохимии, НТО лесной промышленности и лесн. хоз. Архангельск. — Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. (1952). Справочник таксатора. М.; Л., Гослесбумиздат. — Шиятов С. Г. (1964). Динамика верхней границы леса на восточном склоне Полярного Урала. Автореф. канд. дис. Свердловск. — Douglass A. E. (1919, 1928, 1936). Climatic cycles and tree growth, 1, 2, 3. Washington, Carnegie Inst. — Fritts H. C. (1976). Tree rings and climate. London etc., Acad. Press.

Всесоюзный НИИ лесоводства
и механизации лесного хозяйства,
Пушкино, Московской обл.

Получено 9 VII 1979.

УДК 582.623.2 (—18) (47+57)

Т. Г. Дервиз-Соколова

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ИВ СЕВЕРО-ВОСТОКА СССР

T. G. DERVIZ-SOKOLOVA. THE LIFE FORMS OF WILLOW FROM THE NORTH-EAST OF THE USSR

Описаны жизненные формы 25 видов ив, которые распространены в Арктике и Гипоарктике Северо-Востока СССР. На модельных видах прослежен морфогенез жизненных форм и описаны их структурные особенности. Жизненные формы ив Северо-Востока распределяются между тремя категориями: кустарниковые, кустарничковые с эпигеогенными и кустарничковые с гипогеогенными корневищами. Видовые популяции ряда видов оказываются полиморфными по жизненной форме. В популяциях кустарничковых видов с гипогеогенными корневищами наблюдается переход к жизненной форме травянистого многолетника.

Работы, посвященные описанию жизненных форм ив, немногочисленны и далеко не исчерпывают вопросов структурных особенностей представителей этого важного для флоры СССР рода.

В опубликованных исследованиях W. Rauh (1937) впервые был описан характер нарастания побеговой системы *Salix reticulata*,[1] *S. retusa*, *S. herbacea*. В наших статьях (Дервиз-Соколова, 1962, 1966, 1967) были показаны разный характер роста *S. reticulata* в зависимости от экологических условий, морфологическое строение *S. polaris* и *S. phlebophylla*, стланиковый рост *S. viminalis* на прирусловых валах; и, наконец, в диссертации В. Г. Колищука (1970), посвященной стелющимся древесным растениям, описаны особенности роста *S. retusa*, *S. silesiaca* и *S. herbacea*. Между тем род *Salix* — один из характерных родов для голарктического флористического царства. Растут ивы в разных фитоценозах и в различных климатических поясах, но особенно многочисленны в Гипоарктике и Арктике.

Районом работы мы выбрали Чукотский п-ов, территории которого входят в приберингийский центр видового разнообразия ив и где распространено более 20 их видов. Исследовался гербарный материал и изучались онтогенез и морфология ив в природной обстановке в течение 5 лет.[2]

Жизненные формы в пределах рода обусловлены биологическими и морфологическими особенностями, присущими в той или иной степени всем видам рода. К таким особенностям в роде *Salix* следует отнести: 1) очень большое светолюбие, обусловленное формированием исходных видов на аллювии, вблизи отражающей поверхности воды; 2) выживаемость побеговой системы при сильном механическом воздействии, приводящем к полеганию ветвей и стволов (ток воды в сочетании с аллювиальными подвижными наносами); 3) активное полегание побегов, а иногда и плагиотропный их рост (*S. nummularia*). Тенденция к полеганию стволов и ветвей проявляется и у древесных форм (*S. alba*, *S. fragilis*); 4) образование придаточных корней в нижних частях стволов и на полегающих ветвях.

Исходя из представления о жизненной форме растения как о структурной организации побеговой и корневой систем, о способах их нарастания, мы прежде всего остановимся на описании выделенных нами типов однолетних побегов. В ходе исследования нами были установлены коррелятивные связи между типами однолетних побегов ив и их жизненными формами (Дервиз-Соколова, 1974).

Годичный вегетативный побег первого типа имеет наибольшее количество междоузлий и соответственно наибольшее количество листьев (10—15); имеются катафиллы; размеры листьев, последовательно расположенных вдоль побега, распределяются по одновершинной кривой. Отмирающая и отшнуровывающаяся верхушка побега содержит 3—7 зачаточных листьев в стадии готовности к явному росту, по терминологии Д. А. Сабинина (1963). Пазушные почки средней части побега самые крупные (мезотонии).

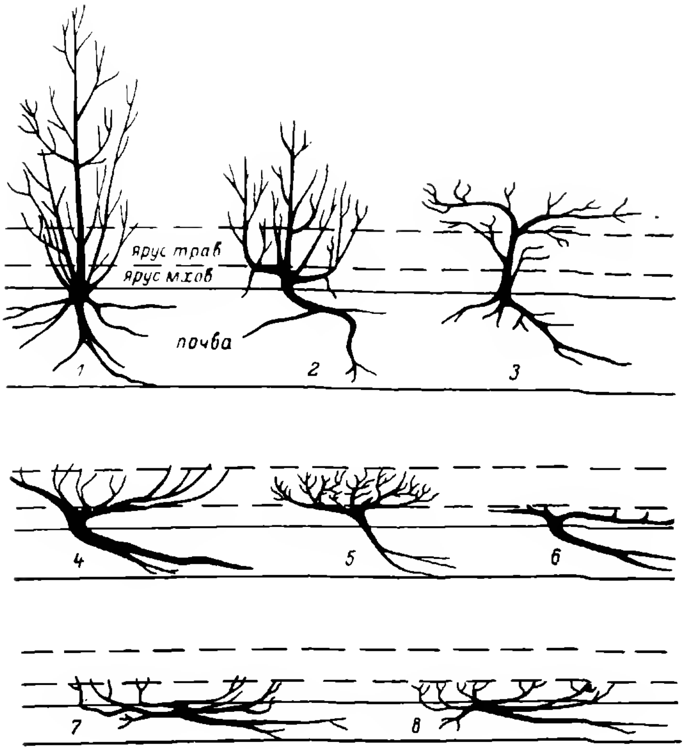
На побеге второго типа не развиваются самые нижние междоузлия с катафиллами и самые верхние. Вследствие этого размеры листьев, последовательно расположенных вдоль побега от его основания к верхушке, распределяются по восходящей кривой. Количество листьев 5—8. Отмирающая и отшнуровывающаяся верхушка содержит 2—3 зачаточных листа в стадии эмбрионального роста детерминированного зачатка. Средние и верхние пазушные почки крупные и равны между собой (мезоакроизотония).

На побегах третьего типа развивается 2—3 (5) листа, все они одинаковой формы и размеров, листовые пластинки большей частью мелкие, округлые, жилкование пальчатое или близкое к нему, черешки короткие и широкие. Отмирающая верхушка побега имеет 1—2 зачаточных листа в процессе детерминации или (редко) в стадии эмбрионального роста. Пазушные почки относительно крупные, одинаковых размеров. Исключение составляет только самая нижняя пазушная почка, еле заметная и остающаяся спящей. Междоузлия сокращены до 1.0—0.8 мм (у побегов первого и второго типов соответственно

---

[1] Латинские названия ив приведены по монографии А. К. Скворцова (1968) «Ивы СССР (систематический и географический обзор)».

[2] Гербарий хранится в Московском государственном педагогическом институте им. В. И. Ленина (MOSP) и в Ботаническом институте АН СССР им. В. Л. Комарова (LE).



Жизненные формы ив Северо-Востока СССР.

равны 10—20 (25) и 8—15 (20 мм). Побеги третьего типа названы нами неотеническими (Дервиз-Соколова, 1974).

Выделенные типы генеративных побегов отличаются степенью развития вегетативной части. Первый и второй типы встречаются часто, третий — только у *S. reticulata* и *S. vestita*, у которых вегетативная часть побега с запасом пазушных почек не отмирает. Для первого типа генеративных побегов характерен олиственный цветонос. Листья на нем несколько меньших размеров по сравнению с листьями вегетативных побегов. Пазушные почки представлены чуть заметными бугорками меристематической ткани. На генеративных побегах второго типа развиваются листья такой же формы и размеров и в таком же количестве, как на вегетативных. Пазушные почки содержат листовые зачатки, но в дальнейшем не развиваются. Генеративные побеги как первого, так и второго типов на следующий год полностью отмирают; и только у генеративных побегов третьего типа, которые характерны для *S. reticulata* и *S. vestita*, пазушные почки на следующий год развиваются, давая начало вегетативным побегам. Более подробно генеративные типы побегов ив описаны в нашей статье (Дервиз-Соколова, 1974).

Корневые системы у ив двух типов. У деревьев и кустарников — метельчатые с отмирающим главным корнем (Ortmann, 1958); у кустарничков — стержневые с мощным главным корнем.

Жизненные формы ив относятся к трем крупным категориям: к деревьям (преимущественно виды подрода *Salix*), кустарникам (преимущественно виды подрода *Vetrix*), кустарничкам (преимущественно виды подрода *Chamaetia*). Обнаруженные нами жизненные формы ив Чукотки сведены в таблицу. Ниже приводим описания и наши наблюдения по морфогенезу и структурным особенностям жизненных форм ив.

Высокий аэроксильный кустарник (см. рисунок, *1*). Морфогенез этой жизненной формы изучали на примере *S. pulchra*. Наблюдения проводили в низовьях р. Анадырь по берегам небольших горных ручьев, протекающих в распадках, и в условиях восточной Чукотки в долине р. Рыб-

Спектр жизненных форм ив Северо-Востока СССР

Жизненные формы	Виды
Высокий аэроксильный кустарник	*S. schwerinii*, *S. udensis*, *S. pulchra*
Низкий аэроксильный кустарник	*S. alaxensis*, *S. boganidensis*, *S. glauca*, *S. krylovii*, *S. lanata* ssp. *richardsonii*, *S. myrtilloides*, *S. pulchra*, *S. recurvigemmis*
Аэроксильный стланиковый кустарник	*S. alaxensis*, *S. lanata* ssp. *richardsonii*, *S. krylovii*, *S. pulchra*
Стланиковый стержнекорневой кустарничек с надземными ветвями, переходящими в древесные эпигеогенные корневища (ксилоризомы) с более или менее многочисленными придаточными корнями	*S. arctica*, *S. chamissonis*, *S. fuscescens*, *S. glauca*, *S. nummularia*, *S. ovalifolia*, *S. pulchra*, *S. reptans*, *S. reticulata*, *S. sphenophylla* ssp. *pseudotorulosa*, *S. saxatilis*, *S. tschuktschorum*
Стланиковый стержнекорневой кустарничек с многочисленными надземными ветвями и подушковидной кроной	*S. tschuktschorum*
Стланиковый стержнекорневой кустарничек с короткими, скоро отмирающими надземными ветвями и с двумя-тремя толстыми древесными эпигеогенными корневищами	*S. sphenophylla* ssp. *sphenophylla*
Стланиковый стержнекорневой кустарничек с одревесневающими гипогеогенными корневищами (ксилоризомами)	*S. jurtzevii*, *S. phlebophylla*, *S. polaris*, *S. rotundifolia*
Стержнекорневой травянистый многолетник с одревесневающими гипогеогенными корневищами	*S. phlebophylla*, *S. polaris*, *S. rotundifolia*, *S. jurtzevii*

ной. (В этих же районах, но в других мезо- и микроклиматических условиях *S. pulchra* растет в виде стланиковых стержнекорневых кустарничков). Высота кустов обычно 3.5—5 м. Интенсивно ветвящиеся оси второго порядка возникают из придаточных почек вблизи корневой шейки (8—10 осей). Однолетний побег оси первого порядка двух-трехлетнего сеянца несет 2—3 листа. Его отмирающая верхушка состоит из конуса нарастания и 1—2 листовых зачатков. Такой побег соответствует вегетативному побегу третьего типа. На третьем-четвертом году образуются побеги второго типа и только на 10—15-й год начинают формироваться побеги первого типа. Отсюда следует, что в процессе онтогенеза происходит смена типов вегетативных побегов. У всех жизненных форм кустарниковой категории (см. рисунок, *1*—*3*) в генеративной фазе развития формируются вегетативные однолетние побеги первого типа, наряду с генеративным побегом тоже первого типа.

Низкий аэроксильный кустарник (см. рисунок, *2*) изучали также на примере *S. pulchra* в условиях одного из притоков р. Амгуэмы, на северных отрогах Чукотского хребта. Кусты низкие — 2.0—2.5 м. Основания главной оси и осей следующих порядков часто саблевидно изогнуты и занесены аллювием. Диаметр погребенных частей главной и боковых осей достигает 5.0—12.0 см. В области саблевидного изгиба часто можно видеть интенсивное ветвление за счет пробуждения спящих (пазушных) и придаточных почек. От погребенных частей осей отходят придаточные корни. В процессе онтогенеза происходит точно такая же смена типов вегетативных побегов, как и в предыдущем случае.

Аэроксильный стланиковый кустарник (см. рисунок, *3*). Эту своеобразную жизненную форму кустарников гипоарктических тундр мы наблюдали у *S. pulchra*, *S. alaxensis* и др. Для нее характерно «уплощенное», как бы распластанное строение кроны. Высота кустов, ограниченная глубиной снегового покрова, 50—80 см. Главная ось хорошо выражена. Годовой прирост побегов в 2—3 раза меньше, чем у высоких аэроксильных кустарников. Концы многих побегов отмирают. В основе побеговой системы лежит однолетний вегетативный побег первого типа. На Чукотском п-ове заросли кустарников с наклоненной главной осью и распластанной кроной встречаются в речных долинах с глубоким снеговым покровом, в разреженных кустарниковых мелкобугорковатых осоково-пушицевых тундрах.

Стланиковый стержнекорневой кустарничек с надземными ветвями, переходящими в древесные эпигеогенные корневища (ксилоризомы) с более или менее многочисленными придаточными корнями (см. рисунок, *4*). Некоторые виды этой группы в более мягких климатических условиях имеют жизненную форму, относящуюся к категории кустарниковых форм, например *S. pulchra*, *S. arctica*, *S. glauca* и др. Образование двух жизненных форм, относящихся к разным категориям, в пределах одной видовой категории позволяет проследить пути трансформации жизненных форм, пути преобразования побеговых систем и свидетельствует об отсутствии принципиальных границ между жизненными формами разных категорий. Напрашивается вывод и о том, что трансформации жизненных форм не однонаправлены, так как зависят от условий окружающей среды.

Трансформацию жизненной формы аэроксильный кустарник — стланиковый кустарничек можно отметить и у близких видов (*S. chamissonis* — кустарничек, близкий вид *S. rectijulis* — кустарник и др.).

Морфогенез побеговой системы этой жизненной формы (но под другим названием) впервые был описан Rauh (1937). Мы подробно описали онтогенез *S. reticulata* и провели наблюдения над онтогенезом *S. pulchra*, *S. chamissonis* и *S. saxatilis*.

Развитие главного корня у сеянца первого года происходит более интенсивно по сравнению с главным стеблем. В последующие годы это соотношение развития корневой и побеговых систем сохраняется. Апикальный рост и нарастание в толщину за счет деятельности меристем сохраняются в течение всей жизни особи, вследствие этого длина главного корня в 2—5 раз превышает диаметр кроны. В сенильном возрастном состоянии разрушение и постепенная деградация охватывают обычно побеговую систему и не затрагивают корневой. От главного корня отходят 1—2 боковых корня. В большинстве случаев угол отхождений боковых корней приближается к прямому, что способствует фиксации растений в почвенном горизонте, подверженном солифлюкции. Система главного корня располагается параллельно поверхности слоя вечной мерзлоты и только слегка соприкасается с мерзлым горизонтом. Развитие питающих мелких корешков на системе главного корня слабое. Питание растений осуществляется преимущественно придаточными корешками, возникающими на двух-трехлетних отрезках полегающих ветвей. Количество питающих придаточных корешков на побегах зависит от видовых особенностей (так, у *S. ovalifolia*, *S. saxatilis*, *S. nummularia* их мало; у *S. pulchra*, *S. reticulata*, *S. fuscescens* много) и от субстрата: у одних и тех же видов на каменистых и щебнистых почвах корешков меньше по сравнению с растениями из мохово-осоковых тундр с переувлажненным напочвенным и почвенным покровами.

В структуре побеговой системы в целом основную роль играет главная ось, которая сохраняется в течение всей жизни особи, хотя на 5—10 (12) году прекращает нарастание в высоту. Высота ее обычно не превышает 3 (5) см. Прекращение нарастания главной оси не сопровождается последующим ее отмиранием, она остается живой, несет запас спящих и придаточных почек. Пробуждение спящих почек стимулирует деятельность камбия. Вследствие деятельности камбия диаметр главной оси увеличивается и она разрастается в толщину. Из ее почек образуются многочисленные лежачие побеги, отходящие по всем направлениям. Симподиально нарастающая система главной оси составлена вегетативными побегами третьего типа. Симподиально нарастающие системы боковых ветвей (в отличие от форм роста кустарниковой категории) состоят преимущественно из вегетативных побегов второго типа. Генеративные побеги (как более консервативные) остаются побегами первого типа. Боковые ветви образуются из пазушных спящих и придаточных почек, начиная с 3—5-летнего возраста и до сенильного возрастного состояния особи. Вследствие этого наряду с побегами 20—30-летнего возраста от главной оси отходят побеги 5—10-летние. Количество боковых ветвей разное, в отдельных случаях достигает 25—35. Большое их количество связано не только с возрастом (хотя несомненно с возрастом количество их увеличивается), но и с фитоценотическим и почвенным факторами. В осоково-пушицевых тундрах их меньше, на каменистых и щебнистых субстратах в куртинных разнотравно-мохово-лишайниковых тундрах больше, но особенно много их на обнаженном субстрате по берегам небольших горных ручьев.

Верхушки боковых ветвей в летний период приподнимаются (прирост текущего и частично прошлого года), но в осенне-зимний период бóльшая приподнятая часть ветвей полегает. Направление роста побегов следующего года приближается к ортотропному. Полегающие части ветвей оказываются погребенными напочвенным субстратом и превращаются в древесные эпигеогенные корневища.

Сравнение структурных особенностей кустарниковых форм роста ив со стланиковой стержнекорневой с эпигеогенными корневищами показывает, что главные преобразования заключаются в замене годичных вегетативных побегов первого типа побегами второго типа, в изменении морфологических особенностей главной оси и пространственного положения боковых ветвей по сравнению с осями второго и последующих порядков у кустарниковых форм.

Стланиковый стержнекорневой кустарничек с многочисленными надземными ветвями и подушковидной кроной (см. рисунок, *5*). Эту жизненную форму часто можно наблюдать у *S. tschuktschorum*. При сохранении тех же структурных особенностей побеговой и корневой систем, что и у предыдущей жизненной формы, и тех же типов годичных вегетативных и генеративных побегов у *S. tschuktschorum* уменьшаются размеры междоузлий, увеличивается число боковых ветвей, возрастает интенсивность их ветвления и увеличивается время сохранения отмерших листьев на побегах до 3—4 лет.

Стланиковый стержнекорневой кустарничек с короткими, скоро отмирающими надземными ветвями и с двумя-тремя толстыми древесными эпигеогенными корневищами (см. рисунок, *6*). Эта жизненная форма представляет собой как бы миниатюрное стланиковое деревцо с двумя-тремя ветвями, полностью погруженными в почвенный субстрат. Эту жизненную форму мы наблюдали только у *S. sphenophylla* ssp. *sphenophylla* на каменистых и щебнистых склонах, подверженных действию сильных ветров, и с неглубоким снеговым покровом. Для всех кустарниковых форм роста и кустарничковых с эпигеогенными корневищами, за исключением *S. reticulata* и *S. vestita*, характерен цветоносный побег второго типа.

Стланиковый стержнекорневой кустарничек с одревесневающими гипогеогенными корневищами (ксилоризомами) (см. рисунок. *7*). Морфогенез стланикового стержнекорневого кустарничка с одревесневающими гипогеогенными корневищами мы исследовали на примере *S. polaris*, *S. phlebophylla*. Для этой жизненной формы также характерно быстрое развитие главного корня. Рост последнего обгоняет всю побеговую систему.

Главная ось сеянца нарастает симподиально и на 3—5-м году жизни, достигнув 3—8 мм, прекращает ортотропный рост. Самая верхняя ее часть постепенно отмирает. Сохраняется базальная часть главной оси 3—5 мм длиной с первыми надземными боковыми побегами. Одним-двумя годами позже из нижних пазушных почек базальной части главной оси развиваются корневища, которые интенсивно нарастают, ветвятся и постепенно одревесневают. В последующие годы из почек базальной части главной оси время от времени возникают новые корневища. Все они с удлиненными междоузлиями и скоро опадающими слегка мясистыми листовыми чешуями. Годичные приросты корневищ в 5 и более раз больше годичных приростов надземных ветвей. При выходе на поверхность напочвенного покрова корневища изгибаются и приобретают ортотропное направление роста. Одновременно меняется и морфология корневищ: листовые чешуи постепенно превращаются в листья, междоузлия сокращаются, под эпидермой закладывается перидерма.

Основой надземной побеговой системы кустарничковых ив с гипогеогенными корневищами является годичный вегетативный побег третьего типа. Надземные ветви слабо ветвятся, так как резерв пазушных почек невелик и они недолговечны. Цветоносные побеги относятся ко второму типу. На дренированных субстратах у *S. phlebophylla* и *S. rotundifolia* образуются плотные подушковидные кроны.

Среди ив этой группы *S. rotundifolia* и *S. jurtzevii* наиболее редуцированы. Это самые мелколистные ивы флоры СССР. Средние размеры их листьев достигают всего лишь 5.0 (4.0—3.0) мм длины и 4.0 (3.0—2.5) мм ширины. Годичный прирост редко превышает 1.0—2.0 (3.0), междоузлия достигают всего лишь 0.5—0.8 мм.

Морфологическая редукция *S. rotundifolia*, *S. jurtzevii*, а в определенных экологических условиях и *S. polaris* и *S. phlebophylla*, сочетается с подавлением признаков древесиых растений в анатомическом строении. Ослаблена деятельность камбия, замедляются и подавляются процессы лигнификации стенок сосудов и механической ткани, заложение и образование перидермы как на надземных побегах, так и на гипогеогенных корневищах, сокращаются ежегодные приросты надземных ветвей и длительность их жизни — до 2—3 лет. Вся система надземных побегов, включая и побеги текущего года, перезимовывает в толще моховой подушки, которая по своим экологическим условиям может быть приравнена к верхнему почвенному горизонту или напочвенному покрову.

Вследствие вышеприведенных особенностей строения и пространственного расположения многолетних частей растений, их жизненная форма может быть отнесена к стержнекорневому травянистому многолетнику с одревесневающими гипогеогенными корневищами. Более подробно обоснование выделения последней жизненной формы у ив было описано ранее (Гатцук и др., 1974).

Следует подчеркнуть, что и в данном случае жизненные формы, относимые к разным категориям (кустарнички и многолетние травянистые растения), присущи особям одной видовой популяции. Таким образом, граница между древесными и травянистыми жизненными формами не столь уж резкая.

Обобщение собранных материалов и анализ полученных результатов позволяют сделать следующие выводы.

На основании данных, приведенных в таблице, можно констатировать, что в арктических и гипоарктических районах Северо-Востока СССР наиболее часто среди ив встречается жизненная форма стланикового стержнекорневого кустарничка с надземными ветвями и древесными эпигеогенными корневищами (ксилоризомами). Следует также отметить, что видовые популяции целого ряда ив оказываются полиморфвыми по признаку жизненной формы. Таким образом, жизненная форма далеко не всегда может являться таксономическим признаком. Проявление той или иной жизненной формы в пределах видовой популяции определяется условиями среды.

Структурные особенности разных жизненных форм ив определяются тремя типами вегетативных годичных побегов и их сочетаниями, а также специфическими особенностями анатомического строения (признаки древесных растений в анатомической структуре). Качественные различия типов вегетативных побегов сопряжены с сокращением числа междоузлий и являются следствием разнокачественности метамеров в пределах годичного побега покрытосемянного растения. Для разных жизненных форм характерна своя смена типов побегов в онтогенезе. Новообразования в побеговой системе ив, основанные на их метаморфозах, происходят в результате компенсаторных реакций организма при резком сокращении площади воздушного питания (сокращение нарастания и ветвления надземных побегов у кустарничковых ив). Существенно также подчеркнуть в пределах одной жизненной формы коррелятивную связь типов годичных вегетативных побегов с типами генеративных или вегетативно-генеративных (цветоносных) побегов. Это показывает, что побеговая система растения (вегетативнан и генеративная) развивается на единой морфофизиологической основе, контролируемой внешними условиями среды.

Последнее, на что следует указать, это динамичность и большая пластичность жизненных форм ив. Существование диморфных видовых популяций по признаку жизненной формы свидетельствует о возможности их трансформации в пределах видовых популяций во взаимно противоположных направлениях: кустарники ⇄ кустарнички, кустарнички ⇄ многолетние травянистые растения. Направление трансформации связано с условиями внешней среды. Трансформации жизненных форм — конкретнее проявление конвергентной дивергенции, которая, как было показано Н. Н. Цвелевым (1979), играет большую роль в эволюции организмов.

ЛИТЕРАТУРА

Гатцук Л. Е., Дервиз-Соколова Т. Г., Иванова И. В., Шафранова Л. М. (1974). Пути перехода от кустарников к травам в некоторых таксонах покрытосеменных. В кн.: Проблемы филогении высших растений. М., Наука. — Дервиз-Соколова Т. Г. (1962). Изменение в морфологическом строении *Salix reticulata* L. в зависимости от экологических условий. Бюлл. МОИП, Отд. биол., 67, 3. — Дервиз-Соколова Т. Г. (1966). Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *Salix phlebophylla* Anderss. Бюлл. МОИП, Отд. биол., 71, 2. — Дервиз-Соколова Т. Г. (1967). О стланиковом характере роста деревянистых растений на примере *Salix viminalis* L. Докл. высш. школы, Биол. науки, 11. — Дервиз-Соколова Т. Г. (1974). Строение побегов ив разных жизненных форм (на примере ив Чукотки). Бюлл. МОИП, Отд. биол., 79, 2. — Колищук В. Г. (1970). Стелющиеся древесные растения (эколого-морфологический анализ). Автореф. докт. дис. М. — Сабинин Д. А. (1963). Физиология развития растений. М., Изд. АН СССР. — Скворцов А. К. (1968). Ивы СССР (систематический и географический обзор). М., Наука. — Цвелев Н. Н. (1979). О значении дивергенции и конвергенции в эволюции организмов. В кн.: Вопросы развития эволюционной теории в XX в. Л., Наука. — Ortmann Ch. (1958). Kurzer Beitrag zur Frage arteigener Wurzeltypen bei *Salix*. Arch. Fortwesen., 7, 10/11. — Rauh W. (1937). Beiträge zur Morphologie und Biologie der Holzgewächse. Nova Acta Acad. Leop.-Carol, 5, 30.

Московский государственный
педагогический институт им. В. И. Ленина.

Получено 2 XII 1980.

УДК 582.542.1

Л. К. Иванюкович, Ю. А. Доронина

ОБЗОР ВИДОВ СЕРИИ *CAFFRA* СЕКЦИИ *SORGHUM* РОДА *SORGHUM (POACEAE)*

L. K. IVANYUKOVICH, YU. A. DORONINA. A REVIEW OF THE SPECIES OF THE SERIES *CAFFRA* OF THE SECTION *SORGHUM* OF THE GENUS *SORGHUM* (*POACEAE*)

На основании детального изучения гербария с привлечением типового материала и живой коллекции по видам серии *Caffra* секции *Sorghum* рода *Sorghum* приводятся краткие диагнозы и ключ для определения этих видов, а также указаны их ареалы.

Настоящая работа посвящена обзору близкородственных видов серии *Caffra* (Snowd.) Ivanjuk. et Doron. секции *Sorghum* рода *Sorghum* Moench, которая включает следующие виды: *S. caffrorum*, *S. caudatum*, *S. dulcicale*, *S. nigricans* и *S. coriaceum*.

Перечисленные виды изучали на основании гербарной и живой коллекций сорго Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова, а также типового материала, присланного из Кью (K).

Отличительными признаками видов серии *Caffra* являются следующие: метелки сжатые и густые, с шероховатыми веточками, реже раскидистые, но тогда с веточками, сильно опушенными; обоеполые (сидячие) колоски (3.8) 4.2—5.0 (5.5) мм дл., (3.3) 3.7—4.4 (5.4) мм шир., за исключением *S. nigricans*, колоски которого более мелкие — 3.7—4.2 мм дл., (2.8) 3.4—3.9 мм шир.; по форме они яйцевидные, эллиптические, обратнояйцевидные или обратнояйцевидно-эллиптические; цветковые чешуи, как правило, безостые; зерновки слабо удерживаются в колосковых чешуях, выставляются из них до половины и более, редко равны им; тычиночные или бесполые колоски при плодах опадают или остаются.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕРИИ *CAFFRA*

1. Обоеполые колоски мелкие, 3.7—4.2 мм дл., (2.8) 3.4—3.9 мм шир.; зерновки равны колосковым чешуям, на верхушке закругленные, коричневые, красновато-коричневые, пурпурно-черные, грязно-белые, редко светло-желтого цвета . . . . 3. *S. nigricans*

+ Обоеполые колоски более крупные, (3.8) 4.2—5.0 (5.5) мм дл., (3.3) 3.7 4.4(5.4) мм шир. . . . . 2.

2. Нижние цветковые чешуи с остями 9—12 мм дл.; обоеполые колоски эллипсоидальные; тычиночные или бесполые колоски сохраняющиеся при плодах; зерновки выпуклые с брюшной и спинной сторон 4. *S. coriaceum*

+ Нижние цветковые чешуи безостые или с остями до 5 мм дл. . . . . 3.

3. Зрелые зерновки по длине не превосходят или слегка превосходят колосковые чешуи . . . . 5. *S. dulcicaule*

+ Зрелые зерновки по длине сильно превосходят колосковые чешуи . . . . 4.

4. Тычиночные или бесполые колоски при плодах сохраняются; обоеполые колоски эллиптически-яйцевидные до яйцевидных; зрелые зерновки со спинной и брюшной сторон выпуклые . . . . . . 1. *S. caffrorum*

+ Тычиночные или бесполые колоски при плодах опадают; обоеполые колоски эллиптически-обратнояйцевидные; зерлые зерновки обычно выпуклые со спинки, уплощенные или даже вогнутые с брюшной стороны. . . . . 2. *S. caudatum*

1. *Sorghum caffrorum* (Retz.) Beauv. 1812, Ess. Agrost.: 131; Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 242; idem, 1936, Cultiv. Races *Sorghum* : 135. — *Panicum caffrorum* Retz. 1781, Obs. Bot. 2 : 7. — *Holcus caffrorum* (Retz.) Willd. 1806, Sp. Pl. 4 : 930. — *Andropogon sorghum* (L.) Brot. var. *cafer* (Ard.) Koern. 1885, Handb. Getreideb. 1 : 307. — *A. sorghum* var. *usorum* (Nees) Koern. 1885, l. c. : 312. — *A. sorghum* var. *neesii* Koern. 1885, l. c. : 315. — *A. sorghum* ssp. *sativus* Hack. 1889, in A. DC. Monogr. Phaner. 6 : 505, p. p. — Сорго кафрское.

Метелка 17—29.5 см дл., 5—9 см шир., сжатая, редко раскидистая, яйцевидная, обратнояйцевидная, цилиндрическая, узкоцилиндрическая, веретеновидная, широковеретеновидная или конусовидная; в нижней трети ось просматривается из-за удлиненных оснований веточек первого порядка. Обоеполые колоски эллиптически яйцевидные до яйцевидных. Колосковые чешуи от соломенно-желтых до черных при плодах, кожистые, опушенные и при цветках и при плодах, верхушки их при плодах слегка ломкие. Нижние цветковые чешуи безостые или с остями до 5 мм дл. Зерновки (3.8) 4.1—5.0 (5.5) мм дл., (3.4) 3.5—4.0 (4.9) мм шир., белые, серебристые, темно-серые, розовато-желтые, оранжевые, красные или коричневые, яйцевидные, обратнояйцевидные, широкоэллипсоидальные, почти шаровидные, со спинной и брюшной сторон выпуклые, выставлены из колосковых чешуй до половины своей длины. Колоски на ножках неопадающие.

Распространен в Африке (ЮАР, Судан, Нигерия, Сенегал, Уганда и др.), особенно к югу от экватора, в тех районах, которые характеризуются одним сезоном дождей (провинции Наталь, Трансвааль); в США, Бразилии, Аргентине, Европе, редко в Индии. Этот вид возделывается на зерно и для получения сладких стеблей.

2. *Sorghum caudatum* Stapf, 1934, in Prain, Fl. Trop. Afr. 9 : 131, p. p.; Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 245; idem, 1936, Cultiv. Races *Sorghum* : 161. — *Andropogon sorghum* ssp. *sativus* var. *caudatus* Hack. 1889, in A. DC. Monogr. Phaner. 6 : 517. — Сорго хвостатое.

Метелка 17—31 см дл., 5.5—8.5 см шир., густая или очень густая, реже раскидистая, продолговато-обратнояйцевидная, узкопродолговатая, обратнояйцевидная, овальная, веретеновидная, зонтиковидная; в нижней части метелки оси разных порядков на одну треть их длины могут не нести колосков, в результате чего хорошо просматривается главная ось метелки. Обоеполые колоски эллиптически-обратнояйцевидные или эллиптические. Колосковые чешуи при плодах от соломенно-желтых (иногда с пятнами) до черных; опушение их при цветках слабое или сильное, при плодах сохраняется. Нижняя цветковая чешуя обычно безостая. Зерновки красноватые (иногда светлые в нижней части), белые с красноватыми пятнами и сиреневым оттенком, грязно-серые с фиолетовым оттенком, от желтовато-беловатых до коричневых, обычно плоские с брюшной стороны, выпуклые со спинки, что отличает этот вид от других видов этой серии, по форме широко-обратнояйцевидные, обратнояцевидные широкоэллипсоидальные, шаровидные, (3.9) 4.4—5.1 мм дл., (3.3) 3.7—4.8 (5.4) мм шир.

У некоторых образцов наблюдается срастание оснований рыльцевых ветвей в результате чего верхушка зерновки слегка вытянута в носикообразный придаток, признак, могущий быть полезным в систематике злаков (Цвелев, 1976). Изредка имеет место наличие двух развитых цветков в обоеполых колосках, что обеспечивает в дальнейшем развитие дкух зерновок.

S. caudatum — один из самых широко возделываемых видов сорго в Центральной Тропической Африке, особенно вблизи оз. Виктория и Верхнего Нила. Его ареал простирается к северу от Хартума в Судане и заходит в Эфиопию; на западе — до Атлантического океана, на востоке — до Индийского. на юге — чаще до границ Танзании. Он, так же как *S. caffrorum*, был интродуцирован во многие страны, включая США, Аргентину, западные острова Индийского океана, Багамские острова, Индию, Австралию. Этот вид возделывается в странах жаркого засушливого и умеренного климата не только в долинах, но и в горных условиях на высоте 900—1200 м над ур. м., где ночные температуры часто опускаются ниже 15° C (Snowden, 1936). Его выращивают в районах, где осадки колеблются в среднем от 50 до 100 см в год. Хорошо выносит засоление.

Развитие и распространение *S. caudatum* в Африке тесно связано с историей народов, которые живут в центральных и северо-восточных саваннах и говорят на языках шари-нильской группы (Stemler et al., 1975). Возделывание этого вида сорго обеспечивало туземцам высокие урожаи зерна и при жестокой засухе, и при обильных дождях, когда никакие другие культуры не могли произрастать.

Данный вид является сравнительно молодым. Археологические раскопки в кургане Дайма (южнее оз. Чад) свидетельствуют о возделывании его в IV—IX вв. н. э., а в X в. он уже широко распространился в саваннах от восточного берега оз. Чад до юго-западной Эфиопии.

3. *Sorghum nigricans* (Ruiz et Pav.) Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 244; idem, 1936, Cultiv. Races *Sorghum*: 152. — *Milium nigricans* Ruiz et Pav. 1798, Fl. Peruv. 1 : 47. — *Agrostis nigricans* (Ruiz et Pav.) Poir. 1810, in Lam. Encycl. Méth. Bot. Suppl. 1 : 259. — Сорго черноватое.

Метелка около 18 см дл., 6 см шир., плотная, овальная, продолговатая или цилиндрическая, редко лопастная; ось ее может быть дугообразно изогнута; нижние веточки метелки на расстоянии 1 см от оси не несут обоеполых колосков. Обоеполые колоски мелкие, 3.7—4.2 мм дл., (2.8) 3.4—3.9 мм шир. Колосковые чешуи при цветках с розовато-фиолетовым оттенком, при плодах — от светлых до коричневых и черных, сильно опушенные при цветках и слабо — при плодах, слегка ломкие. Нижняя цветковая чешуя безостая. Зерновки равны чешуям, чаще красновато-коричневые, коричневые, пурпурно-черные, обратнояйцевидные, с закругленной верхушкой, выставлены из колосковых чешуй на одну треть. Колоски на ножках при плодах сохраняются или опадают.

S. nigricans отличается от других видов этой серии главным образом мелкими колосками и зерновками, имеющими гладкую закругленную верхушку.

Этот вид широко распространен в тропической Африке от Судана и Сомали на севере до Анголы и Замбии на юге. Он был интродуцирован из Западной Африки в Западную Индию, в Северную и Южную Америку в период работорговли.

4. *Sorghum coriaceum* Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 240; idem, 1936, Cultiv. Races *Sorghum* : 126. — Сорго кожистое.

Метелка 25—28 см дл. и 5.8—7.4 см шир., от широко- до узкопродолговатой или веретеновидной. Обоеполые колоски эллипсоидальные или широкоэллипсоидальные. Колосковые чешуи при плодах от соломенно-желтых до кофейного цвета (иногда нижняя чешуя — соломенно-желтая, верхняя же — коричневого цвета), толстокожистые; густое опушение сохраняется как при цветках, так и при плодах. Нижняя цветковая чешуя остистая. Зерновки 4.2—4.9 мм дл., 3.9—4.3 мм шир., беловатые, розовато-красные или светло-коричневые, от обратнояйцевидных до широко-обратнояйцевидных, выпуклые с брюшной и спинной сторон, сильно выставлены из колосковых чешуй. Колоски на ножках не опадают.

Вид распространен на территории Нигерии, Замбии, Заира, Судана, США, Бразилии.

5. *Sorghum dulcicaule* Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 217; idem, 1936, Cultiv. Races *Sorghum* : 184. — Сорго сладкостебельное.

Метелка 24—25 см дл. и 6.8 см шир., чаще рыхлая, удлиненно-обратнояйцевидная, широкояйцевидная, широкопродолговатая или коротковеретеновидная; нижние веточки метелки на расстоянии 5 см от оси лишены колосков, ось соцветия может быть слегка изогнута. Обоеполые колоски обратнояйцевидно-эллиптические или яйцевидно-эллиптические. Колосковые чешуи при плодах от светлых до темно-коричневых, сильно опушенные при цветках, часто и при плодах, верхушки их могут быть слегка ломкими. Нижняя цветковая чешуя безостая. Зерновки 5 мм дл., 4 мм шир., белые, желтовато-белые, серо-лиловые, иногда желтоватые, обратнояйцевидные до широко-обратнояйцевидных, почти шаровидных, выпуклые с брюшной и спинной сторон, иногда слегка уплощенные с брюшной стороны; длина их почти такая же, как длина колосковых чешуй. Колоски на ножках при плодах сохраняются, но иногда опадают.

Вид распространен на территории юго-восточного Заира, Нигерии.

Таким образом, все виды серии *Caffra* характеризуются комплексом морфологических признаков и четко очерченными ареалами.

ЛИТЕРАТУРА

Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Snowden J. D. (1936). The cultivated races of *Sorghum*. London. — Stemler A. B. L., Harlan J. R., de Wet J. M. J. (1975). Caudatum sorghums and the speakers of Chari-Nile languages in Africa. J. Afr. Hist., 16.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинградский государственный университет.

Получено 16 III 1981.

УДК 56 : 581 : 551.781.4 (571.61)

В. В. Федотов

РОД *DIONCOPHYLLITES* В ЭОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ РАЙЧИХИ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

V. V. FEDOTOV. THE GENUS *DIONCOPHYLLITES* IN THE EOCENE FLORA OF RAITSCHIKHA FROM THE AMUR DISTRICT

В составе эоценовой флоры Райчихи по остаткам семян установлен новый род *Dioncophyllites* с типовым видом *D. amurensis*. Систематическое положение рода пока неясно; новый род, возможно, принадлежит к сем. *Dioncophyllaceae*, так как ископаемые семена сходны с семенами современных монотипных родов *Dioncophyllum* и *Triphyophyllum*, принадлежащих этому семейству.

Флора Райчихи широко известна по работам А. Н. Криштофовича (1946, 1952) и Т. Н. Байковской (1950). Эта флора обнаружена в песчано-глинистой толще райчихинской свиты на территории Райчихинского буроугольного месторождения в Амурской обл. (рис. 1). Здесь в течение полевых сезонов 1966—1976 гг. автор собрал коллекцию растительных остатков, преимущественно отпечатков листьев. В результате обработки коллекции стало ясно, что мнение об узколистности и ксерофильности этой флоры, высказанное первоисследователями, является следствием неполноты их коллекций. Нам представляется, что флора Райчихи была лесной мезофильной широколистной, преимущественно листопадной, но со значительным участием вечнозеленых элементов и примесью хвойных (Федотов, 1973, 1979). Теплолюбивый характер флоры

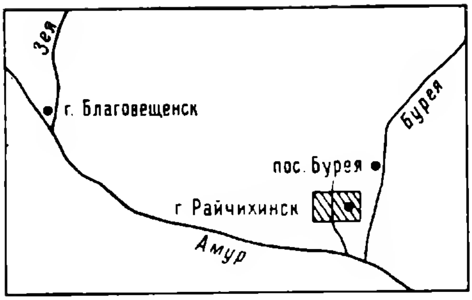


Рис. 1. Схематическая карта района исследований. Заштрихована территория с местонахождениями ископаемых растений.

определялся наличием в ее составе таких родов, как *Lygodium*, *Anemia*, *Regnellidium*, *Ocotea*, *Neolitsea*, *Mallotus*, *Cardiospermum*, *Delavaya*, *Paulownia*, *Clerodendrum*, *Spirodela*, современный ареал которых ограничен субтропической и тропической зонами. Несомненными термофилами были некоторые представители формальных родов — *Leguminosites*, *Myrtophyllum*, *Heterocalyx*, *Zingiberopsis*, *Nitophyllites*, *Dicotylophyllum*. Представители рода *Dioncophyllites*, вероятно, также были требовательны к теплу. Ископаемые остатки семян *D. amurensis* Fedotov sp. nov. найдены в четырех местонахождениях в толще пород райчихинской свиты, где они были собраны совместно с комплексом растительных остатков таких теплолюбивых видов, как *Anemia elongata* (Newb.) Knowlt., *Salvinia preauriculata* Berry, *Neolitsea rajczichensis* Fedotov, *Nelumbo protospeciosa* Sap., *Leguminosites rajczichensis* Fedotov sp. nov., *Myrtophyllum amurense* Fedotov, *Mallotus rajczichensis* Fedotov sp. nov., *Gouania grubovii* Fedotov, *Ziziphus raitschichensis* Fedotov, *Spirodela magna* MacGin. и др. Не исключено, что современные монотипные роды *Dioncophyllum* Baill. и *Triphyophyllum* Airy Shaw сем. *Dioncophyllaceae* родственны ископаемому роду *Dioncophyllites*. Установление родства между этими родами также свидетельствовало бы о теплолюбивом характере представителей рода *Dioncophyllites*, так как упомянутые современные роды представлены лазящими кустарниками или лианами, произрастающими во влажнотропических лесах, а также среди низкорослых кустарников на песчаных морских побережьях и на открытых пространствах с редкой травянистой растительностью в Западной Африке (Сьерра-Леоне, Либерия, Берег Слоновой Кости).

Ниже приводится описание новых рода и вида. Ископаемые семена представлены в коллекции муляжами тонкозернистой породы или особой формой окаменелости, в палеоботанической литературе называемой для удобства отпечатками. Исследованный материал хранится в Дальневосточном геологическом институте ДВНЦ АН СССР в г. Владивостоке (колл. № 1351).

Dioncophyllites Fedotov gen. nov.

Семена округлые, дисковидные, равномерно окаймленные тонким широким крыловидным выростом. Семя с крылом до 16 см в диам., само семя — до 2 см, около 1 см толщины, на апикальной стороне слегка вогнутое или плоское, на базальной стороне полусферически выпуклое. Крыло до 7 см шир., радиально-штриховатое, со слабо выраженными радиальными гребнями (образованы пучками проводящих сосудов) и неоднократно дихотомически ветвящимися радиальными жилками. Край крыла заворачивается на базальную сторону.

Семена этого рода обнаруживают близкое сходство с семенами монотипных родов *Dioncophyllum* и *Triphyophyllum* из сем. *Dioncophyllaceae*. Общий план строения райчихинских семян может указывать на принадлежность их к сем. *Dioncophyllaceae*. Однако более определенно сказать об отношении *Dioncophyllites* к этому своеобразному семейству (Airy Shaw, 1951; Metcalfe, 1951; Тахтаджян, 1966; Gottwald, Parameswaran, 1968) можно будет после получения новых экземпляров ископаемого рода, а также обнаружения в отложениях райчихинской свиты пыльцы и листьев, сходных с пыльцой и листьями представителей этого семейства.

Dioncophyllites amurensis Fedotov sp. nov.

(рис. 2, *1—5*; рис. 3, *1—4* — см. вклейки)

Голотип: семя, обр. № 1820, колл. № 1351 (ДВГИ), Амурская обл., г. Райчихинск, райчихинская свита (местонахождение 45), средний — поздний эоцен.

Исследованные экземпляры: семена № 178, № 331 — местонахождение 17а; № 1238 — местонахождение 34; № 1820 (голотип) — местонахождение 45; № 1941—1943 — местонахождение 49б.

Семена дисковидные равномерно окрыленные, 9—15.5 см в диам. Семя без крыла 1.2—2.0 см в поперечнике, немного сплюснутое, полусферическое, на апикальной стороне слегка вогнутое или плоское, на базальной стороне выпуклое. На обр. № 1942 (рис. 2, *2*) базальная сторона семени выступает над поверхностью крыла на 0.6 см. Семенная кожура на апикальной стороне у имеющихся экземпляров обычно разрушена и открывает небольшую конусовидную ямку (полость от выпавшего зародыша) с бороздчатой поверхностью стенок. При захоронении ямка приплющивается (рис. 3, *2*, *3*). На обр. № 1941 (рис. 3, *2*) глубина ямки 0.4 см. Крыло тонкое, дисковидное, 4—7 см шир., со слабо выраженными радиальными гребнями, заворачивающимся на базальную сторону краем. При захоронении подвернутая часть крыла заполняется породой. Образующийся валик, видный на образцах №№ 331, 1820 (рис. 2, *5*), окаймляет семя. На образцах обычно различаются и апикальная и базальная поверхности крыла, сохраняющиеся в виде двух слоев породы. Один слой легко отделяется от другого. На обр. № 1942 (рис. 2, *2*) часть верхнего слоя разрушена, а часть смещена относительно нижележащего. По-видимому, между наружными, плотными слоями располагался слой рыхлой паренхимы. В месте соединения семени с крылом на обеих сторонах, особенно на базальной, заметен прогиб поверхности крыла. Это вызвано, очевидно, усыханием слоя паренхимы (особенно толстым в этой части крыла) при созревании семени. Поверхность крыла радиально-штриховатая, слегка сморщенная. Жилкование радиальное. Жилки 2—5 раз разветвляются под очень острым углом. На обр. № 1820 (рис. 2, *3*) заметно, что жилки отходят как от семени, так и от гребней, в которых проходят пучки сосудов. Между повторно ветвящимися радиальными жилками обычно проходят довольно длинные тонкие анастомозы, соединяющиеся с радиальными жилками под острым углом. Радиальные жилки иногда соединяются друг с другом. На 1 см края крыла приходится по 7—9 жилок.

Примечание. Описанные семена обнаруживают близкое сходство с семенами современных *Dioncophyllum thollonii* Baill. и *Triphyophyllum peltatum* (Hutch. et Dalz) Airy Shaw. Мы ознакомились с семенами только *T. peltatum* (рис. 2, *1*; 3, *1*) и из гербария БИНа и Ботанического сада в Кью (Англия). Семена *D. thollonii* известны нам только по описанию и изображению (Airy Shaw, 1951: 342—346, табл. 4—5). Жилкование семян обоих видов сходно с жилкованием ископаемых семян. На увеличенном фрагменте крыла *Triphyophyllum peltatum* (рис. 2, *4*) отчасти просматривается жилкование нижнего слоя. Заметим, что на сухих гербарных экземплярах крыло сморщивается, что несколько искажает характер жилкования. На семенах *T. peltatum* хорошо заметен прогиб крыла с семенем, где наиболее толстый слой паренхимы усыхает сильнее. Возможно, с разрушением этого слоя при попадании семян в воду связано смещение наружных стенок крыла относительно друг друга и завернутость края крыла.

ЛИТЕРАТУРА

Байконская Т. Н. (1950). Палеоценовая флора Зее-Буреинской равнины. Вопросы палеонтологии, 1. — Криштофович А. Н. (1946). К истории третичного периода Дальнего Востока. Материалы ВСЕГЕИ, общ. сер., 7. — Криштофович А. Н. (1952). Флора Райчихи — новое звено третичной флоры на Дальнем Востоке. Бот. ж., 37, 3. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. Л., Наука. — Федотов В. В. (1973). Новые данные по райчихинской флоре Зее-Буреинской равнины. ДАН СССР, 212, 1. — Федотов В. В. (1979). Папоротники позднеэоценовой флоры Райчихи (Амурская область). Бот. ж., 64, 7. — Airy Shaw H. K. (1951). On the *Dioncophyllaceae* a remarkable new family of flowering plants. Kew Bul., 3. — Gottwald H., Parameswaran N. (1968). Das sekundäre Xylem und die systematische Stellung der *Ancistrocladaceae* und *Dioncophyllaceae*. Bot. Jahrb. Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, 88, 1. — Metcalfe C. R. (1951). The anatomical structure of the *Dioncophyllaceae* in relation to the taxonomic affinites of the family. Kew Bul., 3. — Wang Chi-Wu (1961). The forest of China. Mario Moors Cabot Faundation, Publ. Ser., 5.

Амурский комплексный
научно-исследовательский институт ДВНЦ АН СССР,
Благовещенск.

Получено 16 VI 1980.

УДК 581.84 : 551.78 (571.6

Н. И. Блохина

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ПАЛЕОГЕНОВОМ ВИДЕ *METASEQUOIA KLERKIANA (TAXODIACEAE)*

N. I. BLOKHINA. SOME ADDITIONAL DATA ON THE PALAEOGENE SPECIES *METASEQUOIA KLERKIANA* (*TAXODIACEAE*)

В результате дополнительного исследования образцов ископаемой древесины, собранных из эоцен-олигоценовых отложений п-ова Клерка (Южное Приморье), уточнен диагноз вида *Metasequoia klerkiana*.

Древесина хвойного *Metasequoia klerkiana* Blokhina была описана Н. И. Блохиной (1977) из эоцен-олигоценовых отложений п-ова Клерка (Южное Приморье) на основе изучения трех очень плотных окремнелых образцов. Однако из-за недостаточно хорошей сохранности некоторые диагностические признаки не были обнаружены. В результате изготовления из этих же образцов дополнительных препаратов (прозрачных шлифов) удалось расширить и уточнить диагноз этого вида ископаемой метасеквойи.

Metasequoia klerkiana Blokhina, 1977

В кн.: Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, с. 18—21, табл. VI.

Голотип. БПИ ДВНЦ АН СССР, колл. № 3, holotypus — экз. № 1/1; Приморский край, Хасанский р-н, п-ов Клерка (восточная часть); туфы; эоцен-олигоцен.

Исправленный диагноз. Годичные слои отчетливые. Поровость радиальных стенок трахеид одно-, дву- и трехрядная, имеются крассулы. Древесинная паренхима с гладкими поперечными стенками. Лучи однорядные с двурядными участками до 2—3 слоев клеток. Высота лучей 1—37 слоев клеток. На полях перекреста в ранней древесине обычно 2—3 таксодиоидные поры в одном горизонтальном ряду, иногда 4—5 пор в беспорядочном расположении или в двух горизонтальных рядах.

Исправленное описание. Годичные слои выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, лучевой и древесинной паренхимы.

Трахеиды ранней древесины крупные, широкопросветные, довольно тонкостенные, многоугольной, квадратной и вытянутой радиально прямоугольной формы. Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины очень обильная. Поры в основном двурядные, расположенные супротивно, свободные и попарно сомкнутые в горизонтальном, реже — вертикальном направлениях: округлой или слегка овальной горизонтально вытянутой формы с включенным довольно крупным округлым или овальным отверстием соответственно (см. рисунок, *2*, *3* — вклейка). Однорядные поры встречаются значительно реже: они округлые, свободно расположенные, занимают не более $^1/_3$ ширины стенки трахеиды, с небольшим округлым включенным отверстием (см. рисунок, *4*). Местами наблюдаются трехрядные более или менее супротивно расположенные поры (см. рисунок, *2*, *3*). Крассулы обычно имеются у двурядных пор, по длине они почти достигают ширины стенки трахеиды. Поровость радиальных стенок трахеид поздней древесины только однорядная. Поры округлые, свободные, занимающие почти всю ширину стенки трахеиды, с включенным округлым отверстием. Древесинная паренхима обильная, поперечные стенки ее клеток гладкие (см. рисунок, *6*, *7*).

Годичные слои широкие, состоящие почти целиком из ранней древесины (см. рисунок, *1*). Поздняя древесина занимает 2—3 (реже до 7) слоя трахеид, довольно крупных, хотя и радиально уплощенных, со сравнительно толстыми стенками, но тем не менее широкими просветами. Переход от ранней древесины к поздней заметный.

Лучи однорядные, изредка с двурядными участками до 2—3 слоев клеток (см. рисунок, *5*). Высота лучей 1—37 слоев клеток (чаще в пределах 20 слоев). Срединные клетки лучей довольно крупные, в основном округлые или же овальные, вытянутые вдоль луча; краевые — округло-треугольные. Горизонтальные и тангентальные стенки лучей гладкие.

На полях перекреста в ранней древесине обычно 2—3 таксодиоидные поры в одном горизонтальном ряду, иногда встречается 4—5 пор в беспорядочном расположении или в двух горизонтальных рядах (см. рисунок, *8—12*). В поздней древесине на поле перекреста 1—2 поры, в последнем случае вертикально одна над другой.

Обоснование определения. Наличие таксодиоидной поровости полей перекреста наряду с обильной древесинной паренхимой свидетельствует о принадлежности изученной древесины к сем. *Taxodiaceae*. Характер поровости радиальных стенок трахеид и полей перекреста, строение и высота лучей, гладкие поперечные стенки клеток древесинной паренхимы позволяют отнести изученную древесину к роду *Metasequoia* Miki (ex Hu et Cheng).

Однако древесина *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng — единственного современного представителя этого рода — отличается от описанной ископаемой древесины более низкими лучами, высота которых обычно 8—10 слоев клеток, иногда достигает 26—30, местами — 35 слоев клеток (Yu, 1948), в то время как у описанной древесины высота лучей колеблется в пределах 20, а максимальная доходит до 37 слоев клеток. П. Грегуш (1963) указывает до 6—8 двурядных слоев в луче современной метасеквойи, тогда как у изученной древесины встречается только 2—3 двурядных слоя. Правда, в более ранней работе P. Greguss (1955) отмечал лишь 1 или 2 двурядных слоя в луче. Современная метасеквойя имеет к тому же смолистое содержимое в клетках древесинной паренхимы, трабекулы и тангентальную поровость стенок трахеид. Кроме того, Грегуш (1963) указывает иногда на наличие смоляных карманов и гладкостенных лучевых трахеид по краям лучей.

Некоторое сходство в строении годичных слоев, высоте лучей, наличии крассул и гладких поперечных стенок клеток древесинной паренхимы, отсутствии пор на тангентальных стенках трахеид наблюдается у исследованной древесины с древесиной вида *Metasequoioxylon hungaricum* Greguss. Однако описанная Greguss (1967) ископаемая древесина из миоценовых отложений Венгрии отличается присутствием только одно-двурядной поровости радиальных стенок трахеид ранней древесины, несколько меньшей высотой лучей и наличием на полях перекреста в краевых клетках лучей до 6 пор, расположенных в двух горизонтальных рядах.

В некотором отношении изученная древесина сравнима и с древесиной вида *Metasequoioxylon* sp., также описанного Greguss (1967) из миоцена Венгрии. Но древесина этого вида отличается высотой лучей и наличием на полях перекреста в краевых клетках лучей ранней древесины до 4—6 пор, расположенных в двух горизонтальных рядах.

Древесина вида *Taxodioxylon metasequoianum* Schönf., указанная E. Schönfeld (1955) из предположительно среднеолигоценовых-миоценовых бурых углей Западной Германии, отличаясь от описанной древесины, характеризуется значительно более низкими лучами, наличием только одно-двурядной поровости радиальных стенок трахеид и присутствием пор на тангентальных стенках трахеид поздней древесины.

Установленная И. А. Шилкиной (Горбунов, Шилкина, 1972) из позднего олигоцена Западной Сибири древесина *Metasequoia sibirica* Shilk. отличается от изученной более низкими лучами, присутствием трабекул и тангентальной поровости стенок трахеид.

Таким образом, древесина, описанная из эоцен-олигоценовых отложений Южного Приморья, не может быть отождествима с древесиной ни одного из известных видов рода *Metasequoia*, как современных, так и ископаемых, и поэтому *Metasequoia klerkiana* должна быть выделена в качестве нового вида.

ЛИТЕРАТУРА

Блохина Н. И. (1977). Древесина хвойного *Metasequoia klerkiana* sp. nov. из палеогеновых отложений Юго-Западного Приморья. В кн.: Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток, Изд. ДВНЦ АН СССР. — Горбунов М. Г., Шилкина И. А. (1972). Древесина метасеквойи из третичных отложений Западной Сибири. Бот. ж., 57, 3. — Грегуш П. (1963). Определитель древесины голосеменных по микроскопическим признакам. М., Изд. МГУ. — Greguss P. (1955). Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest, Akad. Kiado. — Greguss P. (1967). Fossil Gymnosperm Woods in Hungary from the Permian to the Pliocene. Budapest, Akad. Kiado. — Schönfeld E. (1955). Metasequoia in der westdeutschen Braunkohle. Senck. Lethaea. 36, 5/6. — Yu C. H. (1948). The wood structure of *Metasequoia disticha*. Bot. Bul. Acad. Sin., 2, 4.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 25 IX 1980.

УДК 581.526.325 (571.53)

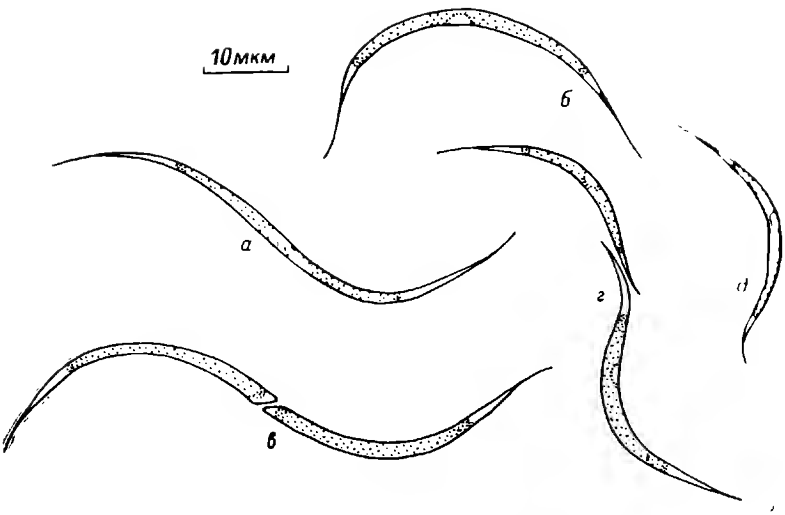
Г. Ф. Загоренко, Г. И. Кобанова

О ПРЕДСТАВИТЕЛЕ РОДА *KOLIELLA (ULOTHRICHACEAE)* ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ

G. PH. ZAGORENKO, G. I. KOBANOVA. ON THE REPRESENTATIVE OF THE GENUS *KOLIELLA (ULOTHRICHACEAE)* FROM THE LAKE BAIKAL

Приведенные материалы дополняют планктонную флору оз. Байкал. Впервые для Байкала указываются род *Koliella* и его представитель *K. longiseta* f. *variabilis*. Приводятся данные о количестве и динамике его развития в планктоне Байкала и водохранилищ Ангары. В весенне-летний период на Байкале водоросль развивается в массовом количестве, достигая сотен тысяч клеток на 1 л в среднем для слоя воды 0—50 м, и является характерным видом для фитопланктона пелагиали Байкала.

При анализе фитопланктона оз. Байкал установлено, что до настоящего времени вместе с *Ankistrodesmus pseudomirabilis* Korschik. нами учитывался еще один вид, не имеющий отношения к роду *Ankistrodesmus* Corda. Такое заблуждение, очевидно, имеет место и у других исследователей фитопланктона Байкала. Наше внимание было обращено на присутствующие в планктоне клетки, сходные по форме и размерам с клетками *A. pseudomirabilis*, но отличающиеся от последних формой хлоропласта, который заполняет не всю клетку, а оставляет пустыми ее концы. Наблюдаемый нами процесс вегетативного размножения таких клеток путем деления их вместе с материнской оболочкой в поперечно-косом направлении надвое также не свойствен представителям рода *Ankistrodesmus*. При определении систематического положения данного вида мы исходили из современных взглядов на филогению и систематику улотриксовых, и в частности на систематику родов *Raphidonema* Lagerh. em. Hind. и *Koliella* Hind. (Hindák, 1962, 1963). Согласно этим представлениям, одноклеточные виды, ранее входившие в состав рода *Raphidonema*, F. Hindák включил в описанный им род *Koliella*, представители которого только при делении образуют двух-, четырех-, реже восьмиклеточные нити. Как и некоторые советские альгологи (Комаренко, Васильева, 1978; Мошкова, 1979), мы разделяем взгляды Hindák и в соответствии с этим относим наш вид к роду *Koliella*. При определении его видовой принадлежности по известным нам работам мы установили, что он близок к *K. longiseta* (Visch.) Hind., но отличается от него формой клеток. По выполненным нами описанию и рисункам этого вида Hindák определил его как *K. longiseta* Hind. f. *variabilis* Nygaard, за что, пользуясь случаем, мы выражаем ему искреннюю благодарность. Впервые эта водоросль была найдена и описана из водоемов Дании (Nygaard, 1977). Наши наблюдения этой водоросли подтверждают ее существование в природе.



Koliella longiseta f. *variabilis*.

а, *б* — взрослые клетки; *в*, *г* — делящиеся клетки; *д* — молодая клетка.

Совершенно очевидно, что любая находка во флоре Байкала, тем более расширяющая сведения о флоре не только на видовом и внутривидовом уровнях, но и на уровне рода, представляет интерес. В связи с этим мы считаем необходимым привести здесь описание и оригинальные рисунки *K. longiseta* f. *variabilis*, зарегистрированной нами в Байкале и являющейся новой для планктонной флоры СССР.

Клетки дуговидно изогнуты с разведенными в противоположные стороны относительно продольной оси концами в виде растянутого витка спирали. Концы клетки постепенно суживающиеся, сильно вытянуты и заострены. Ширина клетки 1.2—1.7, длина по продольной оси 39—83, расстояние между концами клетки 33—70 мкм. Хлоропласт один, без пиреноида, с едва заметной вырезкой в средней части клетки (см. рисунок, *а*, *б*). Перед делением клетки хлоропласт делится в средней части пополам, при этом разделение клетки происходит в поперечно-косом направлении на две дочерние с коротко заостренными вновь образовавшимися концами (см. рисунок, *в*). Затем концы, всегда направленные в противоположные относительно друг друга стороны, дорастают и заостряются. Молодые клетки некоторое время не разъединяются окончательно (см. рисунок, *г*), а только что разъединившиеся имеют асимметричные концы (*д*).

Как указывает G. Nygaard (1977), основным отличительным признаком, на основании которого им была выделена *K. longiseta* f. *variabilis*, является сильно или слабо изогнутая форма клеток. Как видно из табл. 1, к этим критериям следует добавить более мелкие размеры клеток этой формы по сравнению с размерами, указанными для типа этого вида Hindák (1963) и Nygaard (1977). Кроме того, следует отметить, что клетки *K. longiseta* f. *variabilis* из Байкала еще мельче, чем у этой же формы из водоемов Дании.

Заслуживает внимания, на наш взгляд, и то, что, наблюдая в Байкале процесс интенсивного размножения этой водоросли, мы не видели образования нитей из четырех или более клеток.

Nygaard (1977) приводит некоторые показатели среды обитания данного вида и его форм, позволяющие судить о широких пределах их колебаний. Для сравнения мы указываем значения этих же показателей в оз. Байкал (табл. 2).

Как видно, условия вегетации *K. longiseta* f. *variabilis* в Байкале характеризуются более низким, чем в водоемах Дании, содержанием нитратного азота, фосфатного фосфора, общего железа.

В планктоне Байкала развитие *K. longiseta* f. *variabilis* характеризуется хорошо выраженным максимумом. Ее количество в южном Байкале, в районе пос. Большие Коты, составляя в январе—феврале десятки и сотни клеток в 1 л, постепенно увеличивается и в апреле—мае достигает сотен тысяч клеток на 1 л в слое воды от поверхности до 50 м, затем ее численность вновь уменьшается и в августе достигает того же количества, что и в январе.

ТАБЛИЦА 1

Размеры клеток *K. longiseta* и ее форм по данным разных авторов

Таксон	Размеры, мкм	Hindák, 1963	Nygaard, 1977	Мошкова, 1979	Наши данные
K. longiseta	Длина	50—100—140	103—213	50—100—140	—
	Ширина	1.5—3	2—3	1.2—3.5	—
K. longiseta f. *tenuis*	Длина	—	51—86	—	—
	Ширина	—	0.6—1.1	—	—
K. longiseta f. *variabilis*	Длина	—	—	—	39—83
	Ширина	—	1.7—2	—	1.2—1.7
	Расстояние между концами	—	40—98	—	33—70

ТАБЛИЦА 2

Показатели среды обитания *K. longiseta* и ее форм

Параметры	*K. longiseta*	*K. longiseta* f. *tenuis*	*K. longiseta* f. *variabilis*	
	водоемы Дании (Nygaard, 1977)			Байкал *
t,° C	0.8—21.5	0.5—19	0.5—24	0.2—15.5
pH	7.1—9.1	4.6—5.2	6.6—9.0	7.55—8.3
Ca, мг/л	48.0—110	—	11.7—58.7	15.20—16.2
$N—NO_3$, мг/л	0.01—1	0.0—0.12	0.0—3.0	0.0—0.10
$P—PO_3$, мг/л	0.07—0.22	0.001—0.016	0.005—0.075	0.0—0.001
Fe, мг/л	—	0.13—0.18	0.02—0.3	0.0—0.01

* Данные Иркутской гидрометеорологической обсерватории, полученные в районе пос. Большие Коты в феврале—ноябре 1976 г.

Кроме Байкала, эта водоросль развивается в водохранилищах Ангары. В Иркутском водохранилище массовое развитие этой водоросли (сотни тысяч клеток в 1 л) происходит на месяц позже, чем в Байкале. В Братском и Усть-Илимском водохранилищах, по данным за летний период, ее численность достигает нескольких десятков тысяч клеток в 1 л.

ЛИТЕРАТУРА

Комаренко Л. Е., Васильева И. И. (1978). Пресноводные зеленые водоросли водоемов Якутии. М., Наука. — Мошкова Н. О. (1979). Визначник прісноводних водоростей Української РСР, 6. Київ, Наукова думка. — Hindák F. (1962). Beitrag zur Phylogenese und Systematik der *Ulothrichales*. Biologia (CSSR), 17, 9. — Hindák F. (1963). Systematik der Cattungen *Koliella* gen. nov. und *Raphidonema* Lagerh. Nova Hedwigia, 6, 4. — Nygaard G. (1977). New or interesting plancton algae. Kobenhavn. Biol. Skrifter, 21, 1.

Иркутский государственный университет.

Получено 27 III 1981.

УДК 582.341 (470.42)

И. В. Благовещенский, Н. В. Благовещенская

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ СФАГНОВЫХ МХОВ УЛЬЯНОВСКОГО ПРЕДВОЛЖЬЯ

I. V. BLAGOVESHCHENSKIY, N. V. BLAGOVESHCHENSKAYA. SOME DATA ON THE DISTRIBUTION OF WHITE BOG MOSSES FROM THE ULYANOVSK PREDVOLZHYE

Сообщаются данные о распространении 23 видов сфагновых мхов; 18 из них для территории Ульяновского Предволжья приводятся впервые.

Имеющиеся в литературе данные о флоре и распространении сфагновых мхов на территории Ульяновской обл. весьма неполны и отрывочны. Первое упоминание о сфагновых мхах для этой области мы находим у Б. И. Диксона и Б. А. Келлера (1921), которые обнаружили *Sphagnum centrale* C. Jens., *S. squarrosum* Crome. на моховом болоте в окрестностях Белого озера. А. М. Семенова-Тянь-Шанская (1957) отмечает *S. obtusum* Warnst., *S. teres* (Schimp.) Aongstr., *S. centrale*, *S. amblyphyllum* Russ. для сфагнового болота вокруг оз. Крячок к северу от г. Барыша. Нами (Благовещенский, Благовещенская, 1978) было отмечено 6 видов сфагновых мхов, собранных на сплавинах вокруг озер Кряж, Чекалинское, Светлое. Материалом для настоящей статьи послужили в основном наши полевые сборы в период с 1975 по 1981 г. Кроме того, мы использовали также гербарный материал, который был собран В. П. Пискуновым и В. В. Благовещенским, но не определен ими. Всего проанализировано 230 образцов. В результате выявлено 23 вида сфагновых мхов, причем 18 указаны впервые для обследуемой территории. Расположение и название видов даны по Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1968). Для широко распространенных видов места сборов не приводятся.

1. *Sphagnum magellanicum* Brid. — Барышский р-н, сплавина оз. Кряж, в сообществе с *Carex limosa* L. и *Oxycoccus palustris* Pers. 20 VIII 1974; Николаевский р-н, сплавина оз. Светлое, 3 VIII 1976; торфяник Лимбай близ оз. Белое, с примесью *S. squarrosum*, 2 VIII 1979; болото Моховое, на кочке, 3 VIII 1979; Тереньгульский р-н, болото Моховое, в сообществе с *Oxycoccus palustris*, 30 VII 1979; Инзенский р-н, болото Моховое, по кочкам, в смеси со *S. angustifolium*, *S. fallax*, *Polytrichum alpestre*, 26 IX 1980; болото Кривое, на кочке, 26 IX 1980; на минеральном субстрате на кочке около болота Кривое, совместно со *S. fimbriatum*, *S. cuspidatum*, 25 IX 1980; болото Клюквенное, на кочке, с примесью *S. cuspidatum*, 30 VII 1981; болото Ягодное, вместе со *S. angustifolium* и *Oxycoccus palustris*, 31 VII 1981; Вешкаймский р-н, болото Боровое, на торфянистой почве, 15 VIII 1981; болото в кв. 60 Шарловского лесничества, вместе со *S. fallax*, 16 VIII 1981; болото в кв. 68 Шарловского лесничества, на кочке, вместе со *S. angustifolium*, 16 VIII 1981.

2. *Sphagnum centrale* C. Jens. — распространенный вид, повсеместно встречается на мезотрофных болотах и на сплавинах вокруг озер в сообществах с *Carex lasiocarpa* Ehrh. и *Menyanthes trifoliata* L., *Carex limosa* и *Drosera rotundifolia* L. Также широко распространен в заболоченных сосново-березовых лесах, где обычно произрастает по кочкам и у оснований стволов деревьев. Как правило, растет чистыми куртинами, реже — в смеси со *S. angustifolium*, *S. squarrosum*. Собран нами 25 раз.

3. *Sphagnum papillosum* Lindb. — довольно редкий для области вид. Инзенский р-н, болото Клюквенное, в сообществах со *S. majus* и *Oxycoccus palustris*, 29 VII 1981.

4. *Sphagnum palustre* L. — довольно редкий вид. Кузоватовский р-н, сплавина оз. Чекалинского 23 VII 1976; Барышский р-н, сплавина оз. Кряж, в пограничной зоне между коренным берегом и сплавиной, 19 VIII 1974; Николаевский р-н, сплавина оз. Поганое, 18 VII 1977; сплавина оз. Светлое, 15 VII 1977.

5. *Sphagnum squarrosum* Crome — широко распространенный вид. Основной ценообразователь мезо- и евтрофных болот, сплавин. Также произрастает в сырых и заболоченных лесах. Встречен в сообществах с *Carex lasiocarpa* и *Co-*

marum palustre L., *Carex limosa* и *Comarum palustre* и близких к ним ценозах. Часто растет в смеси с другими видами сфагнов: *S. fallax*, *S. fimbriatum*, *S. centrale* и др.

6. *Sphagnum teres* (Schimp.) Aongstr. — Кузоватовский р-н, болото Шемуршинское, в сообществе с *Carex rostrata* Stokes и *Comarum palustre*, 12 VII 1980; болото Круглое, 22 IV 1980; Барышский р-н, сплавина оз. Кряж, в сообществе с *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. и *Oxycoccus palustris*, 20 VIII 1974; Сурский р-н, березово-осоковое болото, в сообществе с *Carex lasiocarpa* и *Calamagrostis canescens*, 26 VII 1981.

7. *Sphagnum subsecundum* Nees. — Тереньгульский р-н, болото Моховое, 28 VII 1979; Николаевский р-н, травяно-сфагновое болото с. Русские Зимницы, 4 VIII 1948; торфяник Лимбай около оз. Белое, как примесь к *Polytrichum alpestre* в сообществе с *Drosera rotundifolia* и *Carex lasiocarpa*, 2 VIII 1979; Павловский р-н, окраина сфагнового болота Чугун-эрке, на кочке, в смеси со *S. obtusum*, 18 VII 1979; Инзенский р-н, на болоте с. Глотовка, 25 VII 1948; окраине болота Кривое, на кочке, 26 IX 1980; болото Торфяное, в заболоченном березняке по окраинам болота, на кочках, 26 IX 1980; на сырой почве близ болота Круглое, 26 IX 1980; болото Клюквенное, в сообществе с *Carex lasiocarpa*, 29 VII 1981; Кузоватовскві р-н, в заболоченном понижении среди сосново-березового леса черничника, 12 VII 1948; на вейниковом болоте по окраинам оз. Чекалинского, 9 VII 1949; Сурский р-н, по окраинам торфяника Вьюнково, на участке с березой и вейником, 15 VI 1973; болото Моховое-Долгое, на торфянистом субстрате в сообществе с *Calamagrostis canescens*, 26 VII 1981; березово-осоковое болото, в сообществе с *Carex rostrata*, 26 VII 1981.

8. *Sphagnum contortum* K. F. Schultz. — Тереньгульский р-н, болото Покшерке, на сплавине, в сообществе с *Carex lasiocarpa* и *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., 28 VII 1979.

9. *Sphagnum platyphyllum* (Braithw.) Warnst. — Николаевский р-н, травяно-сфагновое болото с. Русские Зимницы, 4 VIII 1948; Инзенский р-н, в заболоченном липово-березовом лесу, 24 VII 1948.

10. *Sphagnum obtusum* Warnst. — Барышский р-н, сплавина оз. Кряж, 6 VIII 1975; Николаевский р-н, сплавина оз. Поганое, 18 VII 1977; Павловский р-н, на окраине осокового болота Чугун-эрке, на кочке, вместе со *S. subsecundum*, 18 VIII 1977; Тереньгульский р-н, на сплавине оз. Покшерке, в воде, 27 VII 1979; Инзенский р-н, болото Ягодное, в сообществе со *S. centrale*, *Carex lasiocarpa* и *Typha latifolia*, 31 VII 1981.

11. *Sphagnum riparium* Aongstr. — Кузоватовский р-н, болото Круглое, 22 V 1980; Вешкаймский р-н, болото Верхнее Бритвенно, в смеси со *S. angustifolium*, 23 VIII 1979.

12. *Sphagnum majus* (Russ.) C. Jens. — Тереньгульский р-н, болото Моховое, 30 VII 1979; Майнский р-н, торфяник Маклаушинский, 23 VI 1974; Инзенский р-н, болото Клюквенное, в сообществе со *S. papillosum* и *Oxycoccus palustris*, 29 VII 1981; болото в кв. 60 Шарловского лесничества, в сообществе с *Carex rostrata*, 16 VIII 1981.

13. *Sphagnum balticum* (Russ.) C. Jens. — Кузоватовский р-н, болото Шемуршинское, в сообществе с *Carex limosa* и *Oxycoccus palustris*, 12 VII 1980; болото Круглое, 22 V 1980; Барышский р-н, сплавина оз. Кряж, в сообществе с *Carex limosa* и *Oxycoccus palustris*, на границе с коренным берегом совместно с *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, 19 VIII 1974; Инзенский р-н, болото в кв. 60 Шарловского лесничества, в сообществе со *S. centrale*, *Carex lasiocarpa* и *Carex limosa*, 16 VIII 1981.

14. *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr. — Барышский р-н, сплавина оз. Кряж, 28 VII 1976; Николаевский р-н, сплавина оз. Светлое, с примесью *S. magellanicum*, 28 VII 1976; Кузоватовский р-н, болото Круглое, 22 V 1980; Вешкаймский р-н, болото Верхнее Бритвенно, 23 VIII 1979; болото в кв. 68 Шарловского лесничества в сообществах с *Carex rostrata* и *Eriophorum vaginatum*, 16 VIII 1981; болото в кв. 60 Шарловского лесничества, в сообществе с *Carex lasiocarpa*, 16 VIII 1981; Сурский р-н, в заболоченном сосново-еловом лесу, как примесь к *S. girgensohnii*, 7 VIII 1980; березово-сфагновое болото, в сообществе с *Carex lasiocarpa* и *Chamaedaphne calyculata*, 26 VII 1981; Майн-

ский р-н, торфяник Маклаушинский, с примесью *S. squarrosum* и *S. girgensohnii*, 23 VI 1974; Инзенский р-н, болото Моховое, в сообществе с *Carex lasiocarpa*, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Ledum palustre*, 26 IX 1980; болото Кривое, в воде, среди зарослей тростника, в сообществе с *Carex lasiocarpa*, 25 IX 1980; болото Клюквенное, в сообществе с *Carex lasiocarpa*, 30 VII 1981; болото Ягодное, в сообществе с *Carex limosa* и *Carex rostrata*, 31 VII 1981.

15. *Sphagnum flexuosum* Dozy et Molk. — Вешкаймский р-н, болото Верхнее Бритвенно, 23 VII 1979; болото в кв. 68 Шарловского лесничества, в сообществе со *S. fallax* и *Carex rostrata* и в сообществе с *Carex limosa* и *Sheuchzeria palustris* L., 16 VIII 1981; ивово-осоковое болото, на кочке, в зарослях *Salix cinerea* L., 16 VIII 1981; Николаевский р-н, торфянии Лимбай, совместно с *S. magellanicum*, 2 VIII 1979; сплавина оз. Светлое, 28 VII 1976; Тереньгульский р-н, сплавина оз. Покшерке, 27 VII 1979; Инзенский р-н, на краю болота Кривое, на кочке, а также в сообществе с *Carex lasiocarpa*, 25 IX 1980; болото Моховое, в сообществе с *Ledum palustre* и *Carex lasiocarpa*, на кочке вместе с *Polytrichum alpestre* и *Carex lasiocarpa*, 26 IX 1980; болото Клюквенное, в сообществе с *Carex lasiocarpa* и *S. cuspidatum*, 29 VII 1981.

16. *Sphagnum angustifolium* (Russ.) C. Jens. — повсеместно распространенный вид на мезотрофных и олиготрофных болотах или их фрагментах. Встречен в сообществах с *Drosera rotundifolia* и *Oxycoccus palustris*, *Carex limosa* и *Comarum palustre*, *Carex lasiocarpa* и *Menyanthes trifoliata* и близких к ним ценозах. Часто произрастает в смеси с другими мхами: *S. magellanicum*, *S. fallax*, *S. squarrosum*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum alpestre* и другими. Встречен 21 раз.

17. *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. — Майнский р-н, торфяник Маклаушинский, между кочками в воде, вместе с *Polytrichum alpestre*, 1 IX 1978; Николаевсний р-н, сплавина оз. Светлое, 15 VII 1977; Сурский р-н, в заболоченном березняке, на кочке у основания ствола березы, вместе со *S. centrale*, в заболоченном сосново-березовом лесу вместе со *S. girgensohnii*, 7 VIII 1980; березово-сфагновое болото, в сообществе с *Carex lasiocarpa*, 26 VII 1981; Инзенский р-н, болото Кривое, на кочке, вместе с *Polytrichum alpestre*, 25 IX 1980; болото Клюквенное, в сообществе с *Carex lasiocarpa* и *S. flexuosum*, 29 VII 1981; Вешкаймский р-н, болото Боровое, в сообществе с *Carex rostrata* и по кочкам на торфянистом субстрате, 15 VIII 1981; болото в кв. 68 Шарловского лесничества, между кочек из *Eriophorum vaginatum* и *S. angustifolium*, 16 VIII 1981.

18. *Sphagnum fimbriatum* Wils. — Барышский р-н, сплавина оз. Кряж, 28 VII 1976; Кузоватовский р-н, сплавина оз. Чекалинского, 23 VII 1976; Николаевский р-н, сплавина оз. Светлое, в сообществе с *Drosera rotundifolia*, 16 VII 1977; Павловский р-н, по окраине осокового болота Чугун-эрке, на кочке, 18 VII 1977; Майнский р-н, торфяник Маклаушинский, 22 VI 1973; Инзенский р-н, болото Кривое, на минеральном субстрате вблизи болота, вместе со *S. magellanicum*, *S. cuspidatum* и *Polytrichum alpestre*, 25 IX 1980; Сурский р-н, березово-осоковое болото, в сообществе с *Calamagrostis canescens*, 26 VII 1981.

19. *Sphagnum girgensohnii* Russ. — Сурский р-н, в заболоченном сосново-березовом лесу, на кочке, 8 VIII 1980; Майнский р-н, торфяник Маклаушинский, 22 VI 1973; Инзенский р-н, окраина болота Моховое, на кочке, 26 IX 1980.

20. *Sphagnum russowii* Warnst. — Инзенский р-н, болото Моховое, на кочке, вместе с *Polytrichum alpestre* в сообществе с *Carex lasiocarpa* и *C. rostrata*, 26 IX 1980.

21. *Sphagnum rubellum* Wils. — Вешкаймский р-н, болото Боровое, на кочке вместе со *S. cuspidatum* и *S. squarrosum*, 15 VIII 1981.

22. *Sphagnum warnstorfii* Russ. — Сурский р-н, в заболоченном березняке на кочке среди зарослей *Carex vesicaria* L., 7 VIII 1980; Кузатововский р-н, болото Круглое, 22 V 1980.

23. *Sphagnum nemoreum* Scop. — Сурский р-н, в заболоченном березняке среди зарослей *Carex vesicaria*, с примесью *Aulacomnium palustre*, 7 VIII 1980; березово-осоковое болото, на окраине, по кочкам, 26 VII 1981; Инзенский р-н,

окрестности болота Моховое, в заболоченном березняке, на кочке, с примесью *Aulacomnium palustre*, 26 IX 1980.

В заключение выражаем искреннюю благодарность Д. М. Тауринскайте и Е. О. Кузьминой за помощь, оказанную в определении сфагновых мхов.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский И. В., Благовещенская Н. В. (1978). К характеристике болот Ульяновского Предволжья. Бот. ж., 63, 12. — Диксон Б. И., Келлер Б. А. (1921). Белое озеро и его окрестности. Лимнологические и ботанические исследования. В кн.: Работы Волжской биологической станции, 5, 4—5. Саратов. Приволжское изд. — Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. (1968). Определитель сфагновых мхов СССР. Л., Наука. — Семенова-Тянь-Шанская А. М. (1957). Материалы к распространению сосновых лесов Приволжья. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 2.

Ульяновский педагогический институт.

Получено 18 XI 1980.

ТОМ 67 *БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ* 1982, № 7

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.998 (47+57)

В. П. Бочанцев, Дж. Курбанов

CEPHALORRHYNCHUS BRASSICIFOLIUS (ASTERACEAE) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

V. P. BOTSCHANTZEV, J. KURBANOV. *CEPHALORRHYNCHUS BRASSICIFOLIUS (ASTERACEAE)* — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

При изучении флоры и растительности гор Кюрендаг на юго-западе Туркмении летом 1981 г. было собрано очень интересное растение из сем. *Asteraceae* — *Cephalorrhynchus brassicifolius* (Boiss.) Tuisl — новый вид для флоры СССР. Ареал его теперь простирается от северных горных массивов Ирана (в Центральном остане и Мазендеране) до низкогорий Кюрендага в Туркменской ССР.

Cephalorrhynchus brassicifolius (Boiss.) Tuisl, 1968, Ann. Naturh. Mus. (Wien), 72:618; idem, 1977, in: K. H. Rechinger Fl. Iran., 122: 214, tab. 152, 202, fig. 7, 8.— *Lactuca brassicifolia* Boiss. 1849, Diagn. Pl. Or. Nov., ser. 1, 11:48. — *Cicerbita brassicifolia* (Boiss.) Beauverd, 1910, Bull. Soc. Bot. Genève, sér. 2, 2: 131. — Цефалоринхус капустнолистный.

Многолетнее, сизое, голое растение. Стебель 20—60 см выс., от основания растопыренно-ветвистый. Листья в живом состоянии мясистые, в высушенном — кожистые; розеточные — с коротким черешком до 7 мм дл., продолговатые, лировидно перистолопастные или перисторассеченные, боковые лопасти по 1—3 с каждой стороны листа, широкие, тупые, верхушечная — крупная, тупая, к основанию оттянутая, по краю хрящевато выемчато-мелкозубчатая; листья на стеблях и ветвях все сильно уменьшенные, в основании с ушками, сидячие, яйцевидные или коротко обратнояйцевидные, тупые, большей частью цельнокрайные, почти цельнокрайные или мелкозубчатые; самые верхние листья чешуевидные. Ножки корзинок обычно короткие. Обертка 8 мм дл., колокольчато-цилиндрическая; листочки обертки четырехрядные, черепитчатые, ланцетные, заостренные, внутренние — примерно втрое длиннее наружных. Язычки цветков бледно-лиловые. Семянки 3 мм дл. и 1 мм шир., узколанцетные, к обоим концам оттянутые, сплюснутые, с 12 ребрами, черные; носик очень короткий, 0.2—0.6 мм дл., зеленоватый; хохолок 3.5 мм дл., белый.

В Кюрендаге *C. brassicifolius* собран только в одном пункте, где он растет вместе с *Seseli eriocephalum* (Pall. ex Spreng.) Schischk. и *Cleome turkmena* Bobr.: Туркменская ССР, Кюрендаг, урочище Тргой, в 2 км к северо-востоку от горы Тргой, по склонам палеогеновых глин, 15 VIII 1981, Дж. Курбанов (LE, ASH).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт ботаники АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 8 XII 1981.

УДК 582.594.2

Г. И. Степнин

НАХОДКИ *TYPHA SHUTTLEWORTHII (TYPHACEAE)* НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

G. I. STEPHIN. THE FINDINGS OF *TYPHA SHUTTLEWORTHII* (*TYPHACEAE*) FROM WEST CAUCASUS

Сообщается о находках *Typha shuttleworthii* на Западном Кавказе в среднем течении р. Белой и на северном склоне Маркхотского хребта в районе г. Новороссийска. Распространение этого вида в пределах СССР в литературе показано только для Карпат.

Typha shuttleworthii Koch et Sond. — рогоз Шуттлеворта встречается по берегам горных озер, ручьев и речек в южных районах ФРГ и ГДР, в Швейцарских Альпах, на территории Венгрии, Северной Италии и Австрии.

В СССР он отмечен С. С. Станковым (Станков, Талиев, 1957) в плавнях и по берегам озер в Украинской ССР и В. С. Володченко (1965) — возле горных ручьев в Закарпатье. И. В. Артемчук и Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1959) считают, что на Украине произрастает *T. betulona* Costa, а не *T. shuttleworthii*. Однако Т. Г. Леонова (1976), сравнивая образцы из СССР с топотипом *T. shuttleworthii* из Швейцарии и со сборами из Румынии, пришла к заключению об их идентичности.

Морфологически *T. shuttleworthii* имеет много общего с *T. latifolia* L. и особенно с *T. orientalis* C. Presl (Комаров, 1945). Для всех трех видов характерно плотное смыкание тычиночной и пестичной частей соцветия (изредка у *T. latifolia* они немного разделены промежутком); в отличие от других видов этого рода у пестичных цветков этих видов отсутствует прицветничек и по этому признаку они объединяются в секцию *Typha* (Леонова, 1976).

При обработке гербария Ростовского государственного университета нами выявлены два пункта на Западном Кавказе, где в разное время были собраны образцы *T. shuttleworthii*. Первая по времени находка была сделана 2 VII 1936 А. В. Богданом в районе г. Новороссийска близ вершины северного склона Маркхотского хребта, по ручью. Образец был определен коллектором как *T. latifolia*. Второе место сбора — окрестности пос. Никель Даховского сельсовета Майкопского р-на Краснодарского края. Район находится в долине р. Белой (ее среднем течении) в среднегорном поясе с господством дубово-грабовых лесов с участием бука восточного.

Часть образцов этого вида нами была собрана 2 VII 1976 в 1.5 км южнее пос. Никель, близ входа в ущелье Даховского гранитного массива, на небольшом участке заболоченного луга с застаивающимися дождевыми водами. Встречается он и в непосредственной близости от поселка по берегам небольших водоемов, образующихся в результате накопления атмосферных осадков в понижениях рельефа, в том числе и в кюветах по обочине шоссейной дороги. Собраны также образцы *T. shuttleworthii* в 1.5—2 км к северо-востоку от пос. Никель, вдоль дороги на Новую штольню. Рогоз Шуттлеворта здесь встречается в глубоких кюветах и на участках, заболоченных в результате задержки насыпью дождевых вод. Сборы сделаны автором и студентами 2 VII 1976 и 2 VII 1977.

По-видимому, *T. shuttleworthii* на Западном Кавказе встречается спорадически, но ранее просматривался исследователями, принимавшими его за *T. latifolia*.

ЛИТЕРАТУРА

Володченко В. С. (1965). Рогозові — *Typhaceae*. В кн.: Визначник рослин України. Київ, Урожай. — Комаров В. Л. (1945). Избранные сочинения, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Леонова Т. Г. (1976). Обзор видов рода *Typha* L. европейской части СССР. Нов. сист. высш. раст., 13. — Станков С. С., Талиев В. И. (1957).

Определитель высших растений европейской части СССР, изд. 2-е. М., Советская наука. — Федченко Б. А. (1934). Сем. Рогозовые — *Typhaceae* J. St. Hil. В кн.: Флора СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР.

Ростовский-на-Дону государственный университет.

Получено 30 I 1978.

В. В. Якубов

НАХОДКА *ASPLENIUM VIRIDE (ASPLENIACEAE)* В КАМЧАТСКОЙ ОБЛАСТИ

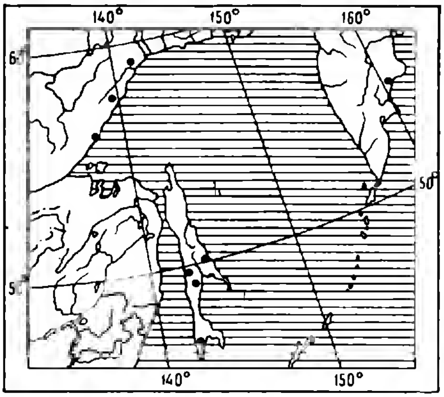
V. V. YAKUBOV. *THE FINDING OF ASPLENIUM VIRIDE* (*ASPLENIACEAE*) IN THE KAMCHATKS DISTRICT

В 1979 г. во время работы в составе Камчатского ботанического отряда Биолого-почвенного института (БПИ) ДВНЦ АН СССР мы собрали впервые в Камчатской обл. папоротник *Asplenium viride* Huds.: Кроноцкий заповедник, на скалах по левому берегу р. Гейзерная, вблизи от устья, 9 VIII 1979, В. В. Якубов.

В сравнительно небольшом количестве *A. viride* рос в расщелинах скалы совместно с *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Woodsia glabella* R. Br., *Potentilla nivea* L., *P. uniflora* Ledeb., *Tofieldia coccinea* Richards., *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. Скала расположена на высоте около 60 м над урезом р. Гейзерной в окружении каменноберезового леса из *Betula ermanii* Cham.

Общий ареал *A. viride* определяется как голарктический, дизъюнктивный (Фомин, 1934). Ближайшие местонахождения за пределами советского Дальнего Востока: на западе — Становое нагорье (Водопьянова и др., 1972), на востоке — Северная Америка, на юге — Япония.

На советском Дальнем Востоке *A. viride* был известен с Сахалина (Ворошилов, 1966). В Гербарии Сахалинского комплексного научно-исследовательского института хранятся два образца: о. Сахалин, Смирныховский р-н, скалы на сопке близ с. Пограничного, 4 VII 1968, Е. М. Егорова, А. М. Черняева; там же, скалы горы Орел близ Гомона, 4 IX 1967, Е. М. Егорова, Л. М. Алексеева. Кроме того, один образец хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР: о. Сахалин, недалеко от Невельска, 12 VIII 1966, Д. Л. Врищ. В 1973 г. этот вид собран на севере Хабаровского края (Харкевич, Буч, 1976): Охотский р-н, выходы известняков на правом берегу притока р. Луктур, 20 VIII 1973, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч; Аяно-Майский р-н, на скалах в долине р. Турманджи, 27 VIII 1973, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч. В 1977 г. *A. viride* был собран в окрестностях с. Аян (Харкевич, устное сообщение): Аяно-Майский р-н, известняковый массив Кара-Скалах, 8 VIII 1977, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч. При просмотре гербария БПИ нами был обнаружен еще один гербарный лист *A. viride*, собранный на Сахалине: Макаровский р-н, бассейн р. Нитой, на северном склоне горы Мару-Яма, 20 VII 1955, А. И. Толмачев, Е. А. Толмачева. Таким образом, на советском Дальнем Востоке известно восемь местонахождений этого вида (см. рисунок).



Распространение *Asplenium viride* на советском Дальнем Востоке.

На Камчатке *A. viride* является, по-видимому, древним реликтом и нуждается в особо тщательной охране. Необходимо отметить, что в долине р. Гейзерной произрастает сравнительно большое число папоротников (нами собрано 16 видов), что объясняется разнообразием местообитаний и благоприятным микроклиматом.

Благодарю С. С. Харкевича за помощь в работе и при подготовке статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Водопьянова Н. С., Иванова М. М., Крогулевич Р. Е., Малышев Л. И., Петроченко Ю. Н. (1972). Высокогорная флора Станового нагорья. Состав, особенности и генезис. Новосибирск, Наука. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Харкевич С. С., Буч Т. Г. (1976). Флористические новинки для советского Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 13. — Фомин А. В. (1934). Класс Папоротниковые — *Filicales*. В кн.: Флора СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 12 I 1981.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018)

М. А. Заславский

ЛИОФИЛЬНАЯ СУШКА РАСТЕНИЙ

M. A. ZASLAVSKY. LYOPHILOUS PLANT DRYING

Описывается новая методика длительной консервации растений с помощью лиофильной сушки в условиях холодильно-вакуумных камер. Методика позволяет сохранять растение на длительное время для музейного экспонирования в натуральном виде, с прижизненными окраской и объемом тела, без нарушения структуры тканей.

Прогресс холодильной и вакуумной техники за последние десятилетия открыл широкие возможности для создания новой методики консервации растений путем лиофильной сушки. Бесспорное преимущество метода заключается в том, что обезвоженная ткань не поддается гниению и не требует специальных условий хранения. Сублимированное растение не деформируется и не теряет своей прижизненной окраски. Удачно консервируются такие сложные объекты, как цветки и соцветия растений (рис. 1), стебли кактусов, плодовые тела грибов (рис. 2). Лиофильная сушка может быть с успехом использована для сохранения морских и пресноводных водорослей, у которых вес уменьшается на 70—80% за счет удаления из растений воды. Это позволяет отказаться от применения жидких консервирующих веществ (спирта, глицерина, формалина и др.) и специальной посуды. Лиофильная консервация имеет и то преимущество по сравнению с консервацией в спирте, глицерине, формалине, что при ней растение не теряет своих форм и окраски.

Физическая основа лиофильной сушки — сублимация, или возгонка (от латинского слова sublimo — высоко поднимаю), непосредственный переход вещества при его сильном охлаждении из твердого состояния в газообразное, минуя стадию жидкости. Суть лиофильной сушки состоит в том, что из тканей растения в вакууме и при отрицательной температуре происходит возгонка воды, превратившейся в лед (Комарова, 1967). Испарение льда тем интенсивнее, чем больше разность температур между объектом и конденсатором (испарителем) в лиофильной установке (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Условия высушивания растений в сублимационной камере

Продолжительность обработки, ч	Общий вес растения и льда, г	Температура обледенения растения при высушивании, —°С	Вес сублимированного растения	Вес конденсата
			г	
120	862	22	739	260
72	970.4	22	814	138.4
96	1462.1	25	1042.6	115.5
124	1527	22	1055	221
136	1570.6	22	935	273

Чрезвычайно большое значение при возгонке и испарении льда при дегидратации ткани имеет вакуум, который создается в сублимационной камере

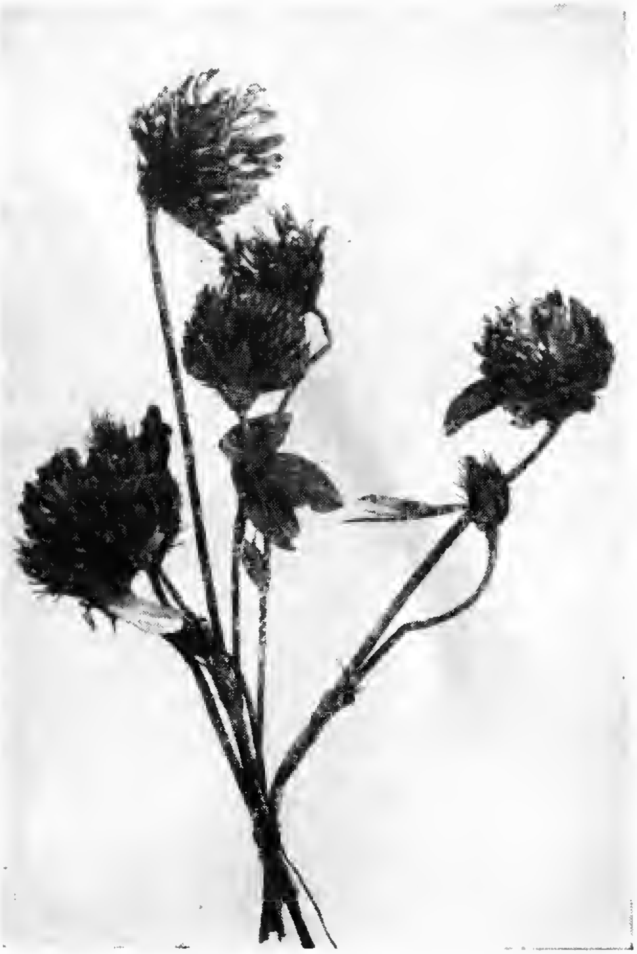


Рис. 1. Цветок клевера *Trifolium* sp.

Сублимация 10^{-1} мм рт. ст., продолжительность обработки 44 ч.

вакуумными насосами. Чем глубже вакуум, тем благоприятнее условия для быстрейшего лиофильного высушивания растений без их наружной и внутренней деформации. Благодаря вакууму (10^{-2}, 10^{-3} мм рт. ст.) ускоряются замораживание ткани, возгонка и испарение льда. При усиленной возгонке льда, когда идет интенсивное сублимирование, наиболее продуктивна круглосуточная откачка пара одновременно несколькими вакуумными насосами (марки ВН-1МГ или РВН-20). Это позволяет держать вакуум длительное время и, что очень важно, быстрее удалять накопившийся в камере ледяной пар, что в свою очередь ускоряет высушивание растений.

В процессе сублимирования растения очень важно располагать полными данными о вакууме в камере. Для определения разреженности воздуха применяют термопарный вакуумметр типа ВТ-3. Для регистрации температуры замораживания используют электронные автоматические потенциометры с записью на ленточной диаграмме. Эти приборы служат для измерения, записи и регулирования температуры и работают в комплексе с термопарами различных стандартных градуировок. В лаборатории экспериментальной таксидермии Зоологического института АН СССР сконструированы и используются несколько опытных сублимационных камер разного размера и объема (рис. 3).

Эксперименты с растениями были проведены в малой сублимационной камере объемом 0.05 $м^2$, созданной на базе автоклава и представляющей собой герметическую камеру из нержавеющей стали, способную выдержать низкие давления (до 10^{-5} мм рт. ст). По внутренней стороне камеры навита спираль

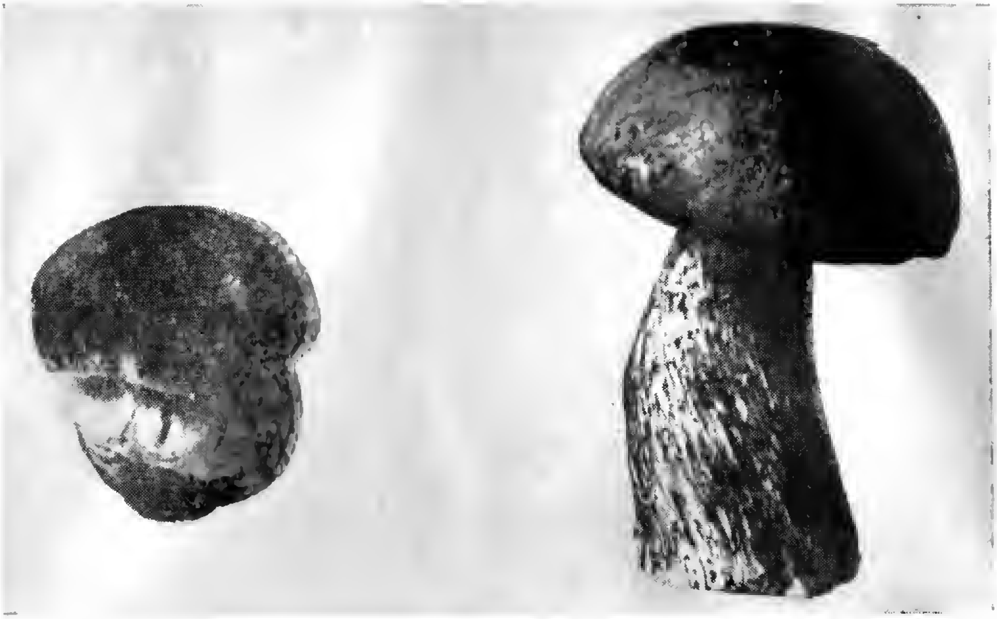


Рис. 2. Белый гриб боровой *Boletus edulis* Bull. var. *pimcola* Vitt.
Сублимация 10^{-1} мм рт. ст., продолжительность обработки 80 ч.

из медной трубки диаметром в 10 мм, общей длиной до 65 м, которая играет роль холодильного испарителя, конденсирующего пар из высушиваемого растения. Испаритель с наружной стороны камеры связан системой вентилей с холодильной машиной марки ИФ-49, где циркулирует 22-й фреон, охлаждающий камеру до — 45—40° С. В стене камеры установлено несколько сквозных штуцеров, с наружной стороны на них укреплены вакуумные шланги до 30—40 см. Одним из них производится разгерметизация после окончательной обработки и открывается дверь в камеру, этот же штуцер служит местом ввода термопары для измерения температуры охлажденного растения. Верхний штуцер применяется для укрепления термопарной монометрической лампы ЛТ-2, благодаря которой при подключении термопарного вакуумметра ВТ-3 или ВТ-2а определяется разреженность воздуха в камере. В средней части камеры установлены сквозные штуцеры, на которых плотно насажены шланги, скрепленные с вакуумными насосами. Малая сублимационная камера оснащена насосами ВН-1МГ и тремя насосами РВН-20, которые создают в камере вакуум до 10^{-2} мм рт. ст. Дверь камеры оснащена вакуумной резиной и плотно зажимается винтом.

В настоящее время известны различные методики объемной консервации растений, которые отличаются от плоского высушивания гербарных образцов тем, что сохраняют в большей или меньшей степени прижизненные объем и форму объектов. С этой целью растения могут быть подвергнуты воздушной сушке, сушке в песке, химической консервации. Однако при этих приемах объемной консервации растение быстро теряет прижизненную окраску. Особенно большие изменения внешнего вида происходят у растений с толстыми мясистыми листьями, стеблями, плодами, цветками. Используя упомянутые методы обработки, можно сохранить одни признаки растения и непоправимо изменить другие. Проблема сохранения естественного объема, формы и окраски растений при длительной консервации этими методами еще не разрешена.

При использовании лиофильной сушки возникает необходимость определения ее продолжительности, которая устанавливается путем контроля за весом растения (табл. 1). Высушивание растения при лиофилизации начинается с поверхности и продолжается по границе между замороженной и начинающей высыхать частями. Эта граница по мере высыхания отступает в глубину органа растения и по окончании высушивания исчезает. По мере передвижения полосы высушивания в глубь замороженного органа в его тканях возникает

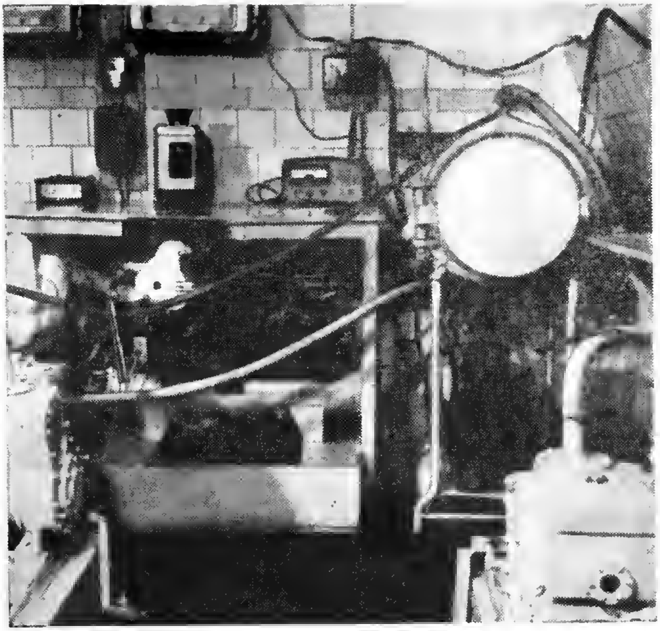


Рис. 3. Опытная сублимационная камера. (Зоологический институт АН СССР, 1974 г.).

сопротивление молекул испаряющегося льда (Hower, 1967). Это сопротивление зависит от особенностей строения тканей и от прочности связи льда со структурой клеток и тканей. Чем толще и плотнее покровные ткани растений и чем меньше в эпидерме устьичных отверстий, тем длительнее высушивание.

Подготовка живых растений к обработке включает следующие приемы:

1) установка растения или его органов в желаемое положение на подставке;

2) инъецирование и перфорация мясистых органов растений (введение в ткани карбофоса, мышьяковокислого натра и других препаратов с целью предохранения от поражения насекомыми);

3) инъецирование водой спавшихся участков объекта, особенно суккулентов;

4) замораживание при —25—35° С или быстрое замораживание в криостате при — 180° жидким азотом;

5) подготовка лиофильной установки к работе с заданным охлаждением не ниже —25—35° С;

6) помещение замороженного объекта в камеру;

7) включение вакуумных насосов, регулировка и отладка вакуума в камере лиофильной установки;

8) лиофилизация;

9) обработка поверхности растения аэрозольными препаратами — карбофосом, хлорофосом и другими — для предохранения от насекомых.

Глубокое замораживание растения перед помещением его в камеру может быть выполнено в ледяном блоке. Для этого используют вместительный круглой формы стеклянный сосуд или же квадратную стеклянную посуду (аквариумного типа), в которых на подставках укрепляют растение, заливаемое холодной водой. Для получения ледяного блока посуду помещают в холодильную камеру на 10—20 ч при —10—15° С. После замораживания посуду слегка нагревают и извлекают ледяной блок с растением; если блок почему-либо не выходит из посуды, стекло можно разбить. Для лиофилизации блок переносят в камеру установки. Чем толще покров льда вокруг растения, тем длительнее парообразование, так как до возгонки льда из растительных тканей необходимо удалить ледяной покров (Заславский, Миронов, 1975).

Уже на первом этапе высушивания можно избежать многих гистологических изменений, подбирая режим предварительного замораживания. Скорости охлаждения растения перед лиофилизацией могут варьировать от одного или нескольких часов до нескольких минут или даже секунд при замораживании с помощью жидкого азота (Заславский, 1980).

Постоянный контроль за длительностью лиофилизации позволяет сохранить оптимальный режим сублимирования различных растений. Контроль за содержанием влаги в растениях и их весом сокращает время высушивания. После окончательного высушивания сохраняется 6—10% влажности, что максимально увеличивает срок хранения (Никитин, Звягин, 1971).

Для выяснения возможности консервации лиофильной сушкой были произведены эксперименты с растениями разных систематических групп (табл. 2). Наилучшие результаты были достигнуты при использовании свежих растений.

ТАБЛИЦА 2

Уменьшение веса растений при лиофильном высушивании (вакуум 10^{-1} мм рт. ст., температура испарителя —26° С)

Название растений	Вес свежего растения	Вес сублимированного растения	Продолжительность обработки, ч
	г		
Мухомор красный *Amanita muscaria* (L.) Quel.	16.8	4.6	110
Моховик желто-бурый *Boletus variegatus* Schwartz.	21.0	5.1	103
Белый гриб сосновый *Boletus edulis* Bull. var. *pinicola* Vitt.	7.1	1.1	80
Одуванчик аптечный *Taraxacum officinale* Wigg.	9.2	2.1	71
Бледная поганка *Amanita phalloides* (Fz.) Quel.	6.3	2.0	54
Нарцисс *Narcissus* sp.	5.3	1.9	56
Веточка ели *Picea* sp.	17.3	2.8	119
Дождевик шиповатый *Lycoperdon gemmatum* Batsch.	5.7	1.0	49
Кактус (сем. *Cactaceae*)	18.2	4.7	56
Клевер *Trifolium* sp.	12.1	6.3	44

При замораживании и высушивании цветков, стеблей кактусов, грибов разных видов по методике, описанной выше, растения сохранили прижизненный облик. Их обесцвечивание произошло при прямом воздействии солнечных лучей через 4—6 месяцев.

Растения, высушенные с помощью сублимирования, хранятся в коробках при температуре 18—20° С и влажности воздуха от 35 до 95%. Наблюдения над ними на протяжении свыше 5 лет показали, что какие-либо видимые изменения их не произошли. Такие растения могут быть вновь искусственно гидратированы.

ЛИТЕРАТУРА

Заславский М. А. (1980). Ландшафтные экспозиции музеев мира. М., Наука. — Заславский М. А., Миронов А. Д. (1975). Изготовление музейных экспонатов методом сублимирования. Зоол. ж., 30, 4. — Комарова Э. П. (1967). Новый метод лиофильной сушки биологического материала. ДАН БССР, 11, 11. — Никитин Е. Е., Звягин И. В. (1971). Замораживание и высушивание биологических препаратов. М., Колос. — Hower R. O. (1967). The freeze-dry preservation of biological specimens. Proc. U. S. Nat. Mus., 119, 3549.

Зоологический институт АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 VIII 1980.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) 58

Бобров Е.Г.

ПАМЯТИ АНТОНИНЫ ИВАНОВНЫ ПОЯРКОВОЙ (20 II 1897—10 X 1980)

E. G. BOBROV. IN MEMORIAM ANTONINA IVANOVNA POJARKOVA
(20 II 1897—10 X 1980)

Антонина Ивановна Пояркова родилась 20 II 1897 г. в Ленинграде (в Петербурге) в семье служащего. Она училась в Екатерининской женской гимназии, которую окончила в 1914 г., и с 1915 г. стала курсисткой Высшего женского педагогического института. В 1922 г. А. И. закончила естественно-географический факультет Государственного первого высшего педагогического института в Петрограде.

В 1920 г. А. И. была зачислена научным сотрудником в Отдел живых растений Главного ботанического сада РСФСР. Здесь она начала работать в лаборатории экспериментальной экологии, руководимой профессором Н. А. Максимовым. Первым ее исследованием было изучение соотношения между глубиной зимнего покоя, превращением запасных веществ и холодостойкостью у древесных растений. Работа по этой теме и стала ее первой публикацией (1924). В 1924—1927 гг. А. И. занималась изучением физиологических особенностей яровых и озимых рас хлебных злаков, в частности вопросом о влиянии на их репродуктивную способность температурных условий проращивания семян. Две работы на эту тему были опубликованы ею в соавторстве с Н. А. Максимовым. «Температурные условия прорастания, как фактор, определяющий колошение озимых растений» была доложена А. И. в 1926 г. на II Всесоюзном съезде ботаников в Москве. Эти исследования были посвящены изучению круга вопросов, приведшему к открытию очень важного биологического явления — стадийного развития растений, получившего вскоре название «яровизация». Исследование водного режима растений в условиях Ленинграда и на Ак-Каваксой опытной станции под Ташкентом заключает серию работ А. И. по физиологии растений. К концу 20-х годов, когда ее работы по физиологии были уже заметны в специальной литературе, вполне определился интерес А. И. к изучению систематики высших растений.

Следует, однако, отметить цикл исследований А. И. по палеоботанике, что было связано с ее работой по совместительству в 1931—1936 гг. в Нефтяном геологоразведочном исследовательском институте. А. И. занималась здесь изучением ископаемых флор Приаралья, Сахалина, Амура и Камчатки. Этот цикл работ составляют 10 публикаций, из которых следует назвать работу монографического характера: «К изучению ископаемых флор Буреинского и Амурского Цагаяна». В связи с этими публикациями А. И. приобрела немалую известность как палеоботаник.

Эпизодической представляется консультантская работа А. И. в 1932—1939 гг. по совместительству в Государственной академии коммунального хозяйства (Москва). Проводимые в этом учреждении исследования вопросов зеленого строительства немало способствовали тому, что А. И. все более и более становилась квалифицированным дендрологом и даже знатоком в области практического озеленения. Эта сторона ее работы вполне согласовывалась с исследовательскими темами Отдела живых растений БИНа в начале 30-х годов.

Начало работ А. И. по систематике растений относится к концу 20-х годов, причем в первых же публикациях она проявила себя как вполне квалифицированный исследователь. А. И. изучала древесные и кустарниковые растения. Первые публикации ее (1929—1936) касались систематики родов *Ribes*, *Acer*, *Lonicera*, *Grossularia*. Особо значительным среди них было монографическое исследование отечественных кленов в связи с историей всего рода *Acer*. Эта работа, интересная в методическом отношении, была у нас одним из первых монографических исследований, в то время еще очень редких.

В 1936 г. ей была присуждена ученая степень кандидата биологических наук без защиты диссертации «за работы по систематике цветковых и по ископаемым флорам Северной Азии».

В самом конце 30-х годов А. И. включилась в работу по «Флоре СССР» и быстро стала одним из активнейших авторов. Для 9-го тома А. И. написала обработки родов чубушник, смородина и некоторых других из камнеломковых, а из розоцветных — подсем. *Spiraeoideae*, а также несколько небольших родов из подсем. *Pomoideae* и, что особенно важно, очень критические роды *Cotoneaster* и *Crataegus*; из подсем. *Prunoideae* А. И. выполнила обработку рода *Cerasus* для 10-го тома. Обработка рода *Caragana*, написанная А. И. для 11-го тома «Флоры СССР», привлекла к себе особое внимание в связи с тем, что могла быть сопоставлена с классической работой по систематике этого рода, опубликованной В. Л. Комаровым в 1909 г.

В 14-м томе «Флоры СССР» были опубликованы ее обработки нескольких небольших родов из молочайных, а также семейств *Buxaceae*, *Aquifoliaceae*, *Staphyleaceae*, *Aceraceae*, *Hippocastanaceae*; в 15-м томе была помещена обработка актинидиевых, в 16-м — аралиевых, а в 17-м — сем. кизиловых.

После публикации работ А. И. по систематике древесных пород в томах 9—17 «Флоры СССР» она, естественно, стала виднейшим советским дендрологом. За работы, опубликованные в томах 14—17 «Флоры СССР», А. И. Поярковой, Б. К. Шишкину и С. В. Юзепчуку была присуждена в 1952 г. Государственная премия второй степени и присвоено звание лауреатов Государственной премии СССР.

В 18-м томе была опубликована большая часть сем. вересковых в ее обработке, а в 20-м — несколько родов из губоцветных и среди них обширный род *Nepeta*, в 21-м томе — небольшой род *Ballota* из того же семейства. Для 22-го тома А. И. обработала бóльшую часть сем. пасленовых, для 23-го — род *Rubia* и сем. жимолостных. В 26-м томе помещены ее обработки нескольких небольших родов из колена *Senecioneae*, кроме обширного критического рода *Ligularia*.

Этот краткий перечень обработок А. И. для «Флоры СССР», а они охватили 596 видов флоры и составляют в этом издании 60 авторских листов, показывает, как много она сделала для этого издания.

Кроме авторской работы по «Флоре СССР», следует указать и то, что А. И. немало помогала этому изданию и тем, что после кончины Б. Н. Городкова была председателем комиссии по общественному просмотру авторских рукописей.

А. И. очень много сделала для издания «Флоры Мурманской области». Организационная и редакционная работа над этим изданием почти полностью выполнялась ею. Она также участвовала как автор небольших обработок в четырех томах этой флоры.

На протяжении многих лет А. И. возвращалась к систематике боярышников, начатой для 9-го тома «Флоры СССР» (1939). В 1955 г. эту тему она сделала предметом своей докторской диссертации. В 1968 г. А. И. без защиты диссертации была присуждена ученая степень доктора биологических наук по специальному ходатайству.

В 1969—1973 гг. А. И. работала как консультант в лаборатории систематики и географии высших растений БИНа. С 1974 г. она оставила институт, но в меру своих сил продолжала работать. В 1980 г. она довела до конца обработку сем. пасленовых для 5-го тома «Флоры европейской части СССР».

За успешный самоотверженный труд А. И. была награждена орденом Ленина и несколькими медалями.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. И. ПОЯРКОВОЙ

1924. О соотношении между глубиной зимнего покоя, превращением запасных веществ и холодостойкостью у древесных растений. Тр. Петрогр. общ. естествоисп., 14 : 91—109

1925. К вопросу о физиологической природе отличий между яровыми и озимыми расами хлебных злаков. Тр. прикл. бот., ген., сел., 14 : 1—24. (Совместно с Н. А. Максимовым).

Ueber die physiologische Natur der Unterschiede zwischen Sommer- u. Wintergetreide. Jahrb. Wiss. Bot., 64 : 702—730. (Совместно с Н. А. Максимовым).

Vinterruhe, Reservestoffe und Kalteresistenz bei Holzpflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 42 : 420—429.

1926. Температурные условия прорастания, как фактор, определяющий колошение озимых растений. Дневник Всесоюзн. съезда ботаников в Москве : 142—143.

Ribes warszewiczii Jancz. Изв. Гл. бот. сада СССР, 27 : 628—634.

Temperaturbedingungen der Keimung als bestimmende Factor für Aehrenbildung bei Wintergetreide. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 45 : 627—637.

1929. Род *Ribes* L. (В статье М. Г. Попова «Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии»). Тр. прикл. бот., ген., сел., 22 : 331—354.

1931. Роды *Ribes*, *Spiraea*. В кн.: Флора Юго-Востока европ. части СССР, 5. Тр. Бот. сада АН СССР, 43, 2 : 481—484, 486—488.

1932. Флора индрикотериевых слоев Центрального Казахстана. Тр. Геол. инст. АН СССР, 2 : 196—203.

1933. Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer* L. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 1 : 225—374.

Новые и малоизвестные виды рода *Acer* L. Там же: 144—156.

1934. Находка дуйской флоры в восточной части о-ва Сахалин. Тр. Нефт. геол.-разв. инст., сер. А, 39 : 36—48.

Новые материалы по третичной флоре Северного Приаралья. Там же : 3—21.

Третичная флора рек Тенги и Кадык-биракана (Сев. Сахалин). Там же : 22—35.

1935. К систематике среднеазиатских представителей рода *Lonicera* L. Бот. ж., 19, 2 : 144—155.

1936. Заметка о третичной флоре района Лангри (Сев. Сахалин). Тр. Нефт. геол.-разв. инст., сер. А, 76 : 21—25.

Заметки к издаваемым растениям рода *Ribes* L. Список раст. Герб. фл. СССР, 10 : №№ 3140—3149.

Критический обзор видов смородины и крыжовника, произрастающих на территории Советского Союза. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2 : 153—210.

Материалы по третичной флоре западной и центральной части северного Сахалина. Тр. Нефт. геол.-разв. инст., сер. А, 76 : 3—20.

1939. К изучению ископаемых флор Буреинского и Амурского Цагаяна. Сб. АН СССР, посвящ. акад. В. Л. Комарову : 631—682.

К познанию боярышников Старого Света: *Crataegus azarolus* L. и желтоплодные двукосточковые боярышники секции *Azaroli* Loud. Бот. ж., 24, 5—6 : 438—454.

Критический обзор среднеазиатских и переднеазиатских видов вишни цикла *Cerasi prostratae* (Labill.) Ser. Бот. ж., 24, 3 : 225—246.

Подсем. *Hydrangeoideae*, *Ribesioideae*, *Spiraeoideae*, роды *Cotoneaster*, *Cydonia*, *Micromeles*, *Eriobotrya*, *Amelanchier*, *Pyracantha*, *Mespilus*, *Crataegus*. В кн.: Флора СССР, 9. М.; Л., Изд. АН СССР.

1940. К систематике кавказских и восточносредиземноморских представителей р. *Andrachne* L. s. l. Бот. ж., 25, 4—5 : 341—348.

О новых для флоры Советского Союза видах кизильника (*Cotoneaster* Med.). Бот. материалы (Ленинград), 8, 8 : 136—143.

Род *Cerasus*. В кн.: Флора СССР, 10. М.; Л., Изд. АН СССР.

Род *Ribes*. В кн.: Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 7-е. Л., Сельхозгиз.

Сем. *Rosaceae*, кроме рода *Alchimilla*. В кн.: Флора СССР, 10. М.; Л., Изд. АН СССР. (Совместно с С. В. Юзепчуком).

1942. К систематике видов белены, родственных *Hyoscyamus reticulatus* Lindl. Бот. ж., 27, 6 : 117—130.

1945. Род *Caragana*. В кн.: Флора СССР, 11. М.; Л., Изд. АН СССР.

1946. Новый вид жимолости из Средней Азии. Бот. материалы (Ленинград), 9, 4—12 : 210—212.

1947. Дополнение к флоре боярышников Советского Союза. Реф. работ учрежд. Отд. биол. АН СССР за 1945 г. : 7.

Кавказский падуб и его отношение к европейскому *Ilex aquifolium* L. Там же : 8—9.

Кавказский самшит в его систематических и географических отношениях. Там же : 7—8.

1948. О некоторых видах белены подсекции *Melanodictyi* Pojark. Бот. мат. (Ленинград), 11 : 139—147.

Что такое *Lycium barbarum* L.? Бот. ж., 33, 3 : 320—325.

1949. Заметки к издаваемому виду *Ligularia thomsonii* (Clarke) Pojark. Список раст. Герб. фл. СССР, 11 : 165—166.

Роды *Andrachne*, *Arachne*, *Securinega*, *Flüggea*, *Phyllanthus*, *Chrozophora*, *Mercurialis*, *Acalipha*, *Aleurites*; сем. *Buxaceae*, *Aquifoliaceae*, *Staphyleaceae*, *Aceraceae*, *Hippocastanaceae*. В кн.: Флора СССР, 14. М.; Л., Изд. АН СССР.

Роды *Cotoneaster*, *Cydonia*, *Pyrus*, *Malus*. В кн.: Флора Туркм., 4. Ашхабад (Совместно с К. В. Блиновским).

Роды *Mespilus*, *Crataegus*. Там же.

Сем. *Actinidiaceae*. В кн.: Флора СССР, 15. М.; Л., Изд. АН СССР.

1950. Второе дополнение к флоре боярышников Советского Союза. Бот. материалы (Ленинград), 12 : 108—111.

Два новых вида караганы из Средней Азии. Там же: 135—140.

К вопросу о систематических отношениях внутри линнеевского рода *Cornus* L. Там же : 164—180.

Красноплодные виды дерезы (*Lycium* L.) Средней Азии и Китая. Там же : 238—278.

Материалы к систематике и истории рода *Ligularia* Cass. Там же : 293—318.

Новые виды боярышника из Китая. Там же, 13 : 78—84.

Новый вид папоротника и вопрос о гималайском элементе в лесной реликтовой флоре Средней Азии. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 22 : 9—13.

О новом виде черной смородины из Закавказья. Бот. материалы (Ленинград), 12 : 103—107.

О правильном ботаническом названии жень-шеня. Там же : 196—197.

Роды *Physocarpus*, *Spiraea*, *Sibiraea*, *Sorbaria*, *Cotoneaster*, *Crataegus*; сем. *Aceraceae*. В кн.: Флора БССР, 3. Минск.

Секция *Benthamia* (Lindl.) Nakai рода *Cynoxylon* Raf. и ее виды. Бот. материалы (Ленинград), 12 : 181—195.

Сем. *Araliaceae*. В кн.: Флора СССР, 16. М.; Л., Изд. АН СССР.

Сем. *Cornaceae*. В кн.: Флора Туркм., 5. Ашхабад. (Совместно с К. В. Блиновским).

Сем. *Euphorbiaceae*. Там же.

1951. Китайские виды плюща и их систематические и географические связи. Бот. материалы (Ленинград), 14 : 244 –264.

Новый вид молочая из Туркмении. Там же : 236 –237.

Сем. *Cornaceae*. В кн.: Флора СССР, 17. М.; Л., Изд. АН СССР.

1952. Таблица для определения родов сем. *Ericaceae*, роды *Botryostege*, *Menziesia*, *Eubotryoides*, *Erica*, *Bruckenthalia*; подроды *Rhodorastrum* и *Tsutsutsi* рода *Rhododendron* и ключ для определения видов этого рода. В кн.: Флора СССР, 18. М.; Л. Изд. АН СССР.

1953. Новые виды Котовника. Бот. материалы (Ленинград), 15 : 282—330.

Новые род и вид губоцветного из трибы *Nepeteae* Benth. Там же : 273—281.

Сем. *Polypodiaceae*, *Ophioglossaceae*. В кн.: Флора Мурманской обл., 1. Л., Изд. АН СССР.

×*Sorbocotoneaster* Pojark. — новый естественный межродовый гибрид. Бот. материалы (Ленинград), 15 : 92—108.

1954. Дополнение к обработке рода *Cotoneaster* Med. во «Флоре СССР», 1. Бот. материалы (Ленинград), 16 : 109—132.

О секции *Megista* Rydb. рода *Physalis* L. и ее азиатских видах. Там же: 321—332.

Род *Ballota*. В кн.: Флора СССР, 21. М.; Л., Изд. АН СССР.

Роды *Drepanocaryum*, *Agastache*, *Schizonepeta*, *Nepeta*, *Kudrjaschevia*, *Melittis*. В кн.: Флора СССР, 20. М.; Л., Изд. АН СССР.

Сем. *Lycopodiaceae*, *Isoëtaceae*, *Equisetaceae*, *Ophioglossaceae*, *Polypodiaceae*, *Marsileaceae*, *Salviniaceae*, *Pinaceae*, *Cupressaceae*, *Ulmaceae*, *Cannabaceae*, *Urticaceae*, *Grossulariaceae*; роды *Amelanchier*, *Crataegus*; сем. *Rhamnaceae*, *Cornaceae*, *Solanaceae*. В кн.: Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 8-е. Л., Сельхозгиз.

Сем. *Solanaceae*: характеристика семейства, ключ для определения родов. Роды *Nicandra*, *Lycium*, *Atropa*, *Hyoscyamus*, *Physalis*, *Solanum*. (Совместно с В. В. Никитиным). В кн.: Флора Туркм., 6. Ашхабад. Изд. АН ТССР.

Род *Datura*; сем. *Caprifoliaceae*. Там же.

1955. Второе дополнение к обработке рода *Cotoneaster* Med. во «Флоре СССР». Бот. материалы (Ленинград), 17 : 179—212.

Новые виды паслена из пределов Советского Союза. Там же : 328—340.

Роды *Ribes*, *Spiraea*, *Cotoneaster*, *Sorbus*, *Crataegus*. В кн.: Флора Узбек., 3. Ташкент, Фан.

Сем. *Solanaceae*: характеристика семейства, таблица для определения родов; роды *Solanum*, *Capsicum*, *Physaliastrum*, *Physalis*, *Atropa*, *Lycium*, *Hyoscyamus*, *Nicotiana*, *Datura*, *Nicandra*. В кн.: Флора СССР, 22. М.; Л., Изд. АН СССР.

Lonicera heterotricha Pojark. et Zak. (в статье К. З. Закирова «Два новых вида из Средней Азии»). Бот. материалы (Ленинград), 17 : 26—29.

1956. Род *Rubia*; сем. *Caprifoliaceae*. В кн.: Флора СССР, 23. М.; Л., Изд. АН СССР.

Таблица для определения семейств двудольных; *Atriplex lapponica* Pojark.; род *Rorippa*. В кн.: Флора Мурманской обл., 3. Л., Изд. АН СССР.

1959. Критические заметки о роде *Cacalia* L. s. l. Бот. материалы (Ленинград), 20 : 370—391.

Материалы к монографии родов *Andrachne* L. и *Leptopus* Decne. Там же : 251—274.

Новые виды боярышника (*Crataegus* L.) из восточной части Средиземноморской области. Там же : 186—193.

Сем. *Grossulariaceae*, *Diapensiaceae*. В кн.: Флора Мурманской обл., 4. Л., Изд. АН СССР.

1960. Род *Crataegus*. В кн.: Вульф Е. В. Флора Крыма, 2, 2.

1961. Заметки о роде *Ligularia* Cass. Бот. материалы (Ленинград), 21 : 359—362.

Новые виды кызыльника для флоры Советского Союза и Китая. Там же : 161 –205.

Роды *Erechtites*, *Cacalia*, *Syneilesis*, *Ligularia*. В кн.: Флора СССР, 26. М.; Л., Изд. АН СССР.

1963. Сем. *Corylaceae*. В кн.: Основы палеонтологии, 4 : 481—486. (Н. Д. Мчедлишвили написала раздел «Пыльца»). Л., Изд. АН СССР.

Сем. *Lycopodiaceae*, *Equisetaceae*, *Polypodiaceae*, *Grossulariaceae*, *Solanaceae*, *Caprifoliaceae*; роды *Cotoneaster*, *Amelanchier*, *Crataegus*. В кн.: Ботанический атлас. Сельхозгиз.

Третье дополнение к флоре боярышников Союза. Бот. материалы (Ленинград), 22: 162—171.

1964. К изучению систематического состава боярышников Ближнего Востока. Нов. сист. высш. раст. : 151—174.

Сем. *Lycopodiaceae*, *Isoëtaceae*, *Equisetaceae*, *Ophioglossaceae*, *Polypodiaceae*, *Marsileaceae*, *Salviniaceae*, *Pinaceae*, *Cupressaceae*, *Saxifragaceae*, *Grossulariaceae*, *Rosaceae*; роды *Physocarpus*, *Spiraea*, *Sorbaria*, *Malus*, *Pyrus*, *Sorbus*, *Cotoneaster*, *Amelanchier*, *Crataegus*, *Amygdalus*, *Padus*, *Cerasus*, *Prunus*; сем. *Cannabaceae*, *Urticaceae*, *Loranthaceae*, *Tiliaceae*, *Rhamnaceae*, *Aceraceae*, *Cornaceae*, *Ericaceae*, *Vacciniaceae*, *Solanaceae*, *Labiatae*, *Caprifoliaceae*, *Adoxaceae*. В кн.: Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР, Изд. 9-е. Л., Колос.

1965. Два новых боярышника из Польши. Нов. сист. высш. раст. : 130—140.

1966. Новые таксоны флоры СССР. Там же : 266—271.

Предисловие, таблицы для определения семейств двудольных; сем. *Caprifoliaceae*; род *Ligularia*. В кн.: Флора Мурманской обл., 5. Л., Наука.

1969. Новые, забытые и малоизвестные виды боярышника флоры Советского Союза. Нов. сист. высш. раст., 6 : 124—142.

По поводу статьи А. Г. Борисовой «Флора СССР, том XII (1946), дополнение к библиографической справке», опубликованной в № 11 Ботанического журнала за 1967 г. Бот. ж., 54, 11 : 1789—1790. (Совместно с И. Т. Васильченко).

1970. О новом виде боярышника из Казахстана. Нов. сист. высш. раст., 7 : 195—201.

1975. Род *Cotoneaster*. В кн.: Флора Тадж. ССР, 4. Л., Наука.

1976. Новые виды клена (*Acer* L.) с Ближнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 13 : 212—217.

Род *Cotoneaster*. В кн.: Определитель растений Средней Азии, 5. Ташкент, Фан.

1978. Сем. *Caprifoliaceae*. В кн.: Флора европейской части СССР, 3. Л., Наука.

1981. Сем. *Solanaceae*. В кн.: Флора европейской части СССР, 5. Л., Наука.

Е. Г. Бобров.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 III 1981.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (470.333)

П. З. Босек. О распространении степных растений на территории Брянской области. Бот. журн., т. 65, № 6, 1980

A. D. BULOKHOV. *P. Z. BOSEK.* ON THE DISTRIBUTION OF STEPPE PLANTS ON THE TERRITORY OF THE BRIANSK DISTRICT. 1980

Вопрос о распространении степных растений на территории Брянской обл. и их роли в растительном покрове давно привлекал внимание флористов и геоботаников. Рассматриваемая статья П. З. Босека интересна тем, что в ней сделана попытка обосновать зональное положение юго-восточной части Брянской обл. В частности, в статье сказано: «Показана ошибочность утверждений о распространении степных растений в юго-восточных районах Брянской обл. в результате уничтожения там лесов человеком и земледельческого освоения территории» (с. 829). И далее: «скопления названных лесостепных растений существуют здесь (на юго-востоке области. — *А. Б.*) давно, что их можно считать реликтами былого лесостепного ландшафта» (с. 835).

Какие же доказательства и какой фактический материал приводит Босек для обоснования своих выводов? Какова же подлинная картина распространения степных растений по территории области?

«Интерес к этим степным растениям, — пишет автор, — . . . привел нас осенью 1973 г. к берегам р. Усожи» (с. 832). И далее приводится описание балки «Печное» и склона коренного берега р. Усожи на участке Пьяново—Живой Ключ, известного как «Меловицкая гора», где автор «открывает» свиту степных видов. Однако следовало бы указать, что флора этих урочищ, как и в целом речных долин Сева и Усожи, была подробно описана Д. И. Свитским в 1903—1904 гг. (Святский, 1905), изучавшим следы степной растительности в Севском уезде. Поэтому список растений двух урочищ, приведенный Босеком, не содержит новых сведений о лесостепных видах, тем более что автор (Босек, 1975) уже сообщал о новых флористических находках в этом районе. Однако следует отметить, что Босек (1975) обнаружил осоку низкую и ковыль перистый на крутом склоне р. Усожи, что не удалось сделать Святскому, предпринявшему специальные поиски этих растений.

«Для удобства обозрения», указывает Босек, лесостепные виды объединены по эколого-фитоценотическим элементам (термин Носовой, 1973). Л. М. Носова, однако, выделяет эти элементы не для «удобства обозрения», а для выявления географических закономерностей распространения видов и эколого-фитоценотических условий их произрастания. Выделенные же автором элементы получились довольно разнородными. Следовало бы провести их анализ.

Вызывает недоумение само название статьи Босека. В статье со столь многообещающим названием можно было ожидать, что «распространение» понимается автором в пространственной, географической перспективе, а не в пределах урочищ «Печное» и «Меловица». Следовало бы показать распространение степных растений по территории области и установить ботанико-географические закономерности их распространения, а тем более провести флорогенетический анализ и на основе этого обсуждать проблему реликтов.

Список степных растений названных урочищ свидетельствует об их, как отмечает автор, «большом видовом разнообразии» (с. 835). «Это . . . указывает на наличие здесь комплекса благоприятных экологических условий для данной группы видов. Все это позволяет предполагать, что скопления названных лесостепных растений существуют здесь давно, что их можно считать реликтами былого лесостепного ландшафта, нынешние „жесткие“ условия которого значительно изменили видовой состав растений» (с. 835). Таким образом, лесостепные растения двух урочищ автор объявляет «реликтовым очагом лесостепной флоры» (с. 835). При этом реликтами они объявляются лишь на том основании, что на данной территории существуют «давно». О реликтах какого же времени идет речь и как давно они появились здесь? Более того, вначале утверждается, что комплекс условий благоприятен для степных видов! Разнообразие их — свидетельство тому. И здесь же следует прямо противоположный вывод о нынешних жестких условиях, сильно изменивших видовой состав. С одной стороны, условия благоприятны, но с другой — они жесткие и изменили видовой состав. Вывод странный и противоречивый. По своей эколого-фитоценотической и географической природе не все виды описанных урочищ являются лесостепными. К сожалению, Босек ограничился лишь общим списком видов и не показал количественных соотношений между ними. Но именно по этому признаку можно было судить о характере взаимосвязи компонентов фитоценоза между собой и условиями среды.

Критикуя сторонников «окской флоры» (каких и за что, из статьи не ясно) и объявляя их взгляды несостоятельными, Босек эту «несостоятельность» обосновывает следующим фактом — на юго-востоке области степные виды рассеянно и в различном сочетании широко распространены и вне склонов речных долин и балок. Где же конкретно? «На лесных полянах, по опушкам, среди молодых лесных посадок, у дорог, на межах и других местах плакорного положения можно встретить *Trifolium alpestre*, *Nonea pulla*, *Aster amellus*, *Anthericum ramosum*, *Potentilla alba*, *Eryngium planum*, *Filipendula vulgaris*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Bromopsis riparia*, *Campanula sibirica*, *Inula hirta*» (с. 832). Оказывается, по мнению Босека, к плакорным местоположениям можно отнести и межу, и опушку, и обочину дороги. В отношении указанных автором видов степной флоры следует заметить: все они, кроме синеголовника плосколистного, широко распространены по всей территории области и не являются специфичными для юго-востока области. Степные растения весьма обычны в центральной части области, в пределах ландшафтов ополий. Особенно многочисленны они по крутым склонам и меловым обнажениям коренных берегов рек Десны, Беседы, склонам балок. Группировки лугово-степных растений были описаны В. Н. Хитрово на склонах коренного берега р. Десны у г. Трубчевска. Встречаются они в пределах зандровых равнин в юго-западной части области. Однако, как показали Святский (1905), Б. В. Гроздов (1950, 1961), Р. Т. Рыбаков (1955), Ю. Е. Алексеев с соавторами (1975) и другие исследователи, флора юго-востока области более богата степными видами. Но даже в этом районе степные виды имеют ленточный тип ареалов, так как приурочены к речным долинам и склонам коренных берегов рек, сформированным карбонатными породами, и по мере удаления от рек становятся редкими и исчезают.

Босек, следуя Хитрово (1925) полагает, что степные растения по склонам балок и коренных берегов рек — это уцелевшие остатки степей. Но Хитрово имел в виду только территорию Орловской обл. «Западнее указанной линии кередовых находок степных остатков и степных растений можно указать еще в Брянской губернии в Трубчевском уезде ряд . . . находок степных растений. Однако степные растения здесь редки и очень рассеяны» (Хитрово, 1925 : 314). Степные растения, отмечает Босек, были оттеснены человеком с водоразделов на склоны балок и коренные берега рек, где в настоящее время наблюдается их скопление. Но это положение требует доказательства, ибо можно, очевидно, и другими причинами объяснить их присутствие в указанных местообитаниях. Например, степные виды могли мигрировать из более южных лесостепных районов по речным долинам и закреплялись в благоприятных условиях, в первую очередь на карбонатных грунтах, поэтому и имеют на северном пределе не сплошной, а ленточный тип ареала. Расселение их могло происходить из долин на водоразделы, а не наоборот. Известно, что в интразональных частях ландшафта существенно сглаживаются градиенты климатических факторов. По данным Е. Н. Романовой (1969), в подзоне типичных тундр крутые склоны берега реки, на которых развиты наиболее продуктивные в данных условиях фитоценозы, в полуденные часы получают в среднем в 1.5 раза больше прямой солнечной радиации, чем тундровые водораздельные участки. Такие различия в годовом радиационном балансе, как указывает М. И. Будыко (1971), соответствуют смещению на целую зону, а по величине суммарной годовой радиации более чем на две зоны.

Исследования Б. А. Юрцева (1966), Ю. И. Чернова (1975) показали, что интразональные биотопы играют важную роль в распространении отдельных групп организмов, в формировании видовых ареалов и, вероятно, имели большое значение в генезисе флоры и фауны. Они были своего рода поставщиками новых форм в плакорные зональные сообщества с однородными условиями. Это приводило к выходу ранее локально распространенных видов на зональную арену. Анализ подобных закономерностей провел Юрцев (1966) применительно к генезису флоры гипоарктического пояса. Аналогичные закономерности могли иметь место и на юго-востоке Брянской обл.

Во второй части статьи Босек пытается обосновать зональное положение юго-восточной части Брянской обл. Автор, вслед за Гроздовым (1961) и Н. С. Миллером (1971), относит указанную часть области к подзоне лесостепи. Известно, что в настоящее время «лесостепь» понимается в широком и узком смыслах. В почвоведческой и частично географической литературе лесостепь понимается широко. Она охватывает подзону (полосу) серых лесных почв, формирующихся под широколиственными лесами, и подзону (полосу) собственно лесостепи, характеризующуюся сочетанием деградированных и типичных черноземов с ограниченным участием серых лесных почв. В геоботанической литературе лесостепь понимается в узком смысле — подзона (полоса), характеризующаяся чередованием на водоразделах лесной и степной растительности, а в почвенном покрове — преимущественным распространением выщелоченных и типичных черноземов (Лавренко, 1956; Дохман, 1968).

Прежде чем обсуждать зональное положение указанной территории, Босеку следовало бы уточнить объем понятия «лесостепь». Принимая понятие лесостепи в широком смысле, юго-восток, как и центральную часть области, вероятно, следует отнести к подзоне лесостепи, как это делают иногда почвоведы и географы. В каком смысле понимает Босек лесостепь, в статье не сказано. Но, судя по тексту статьи, автор понимает лесостепь, очевидно, в узком смысле.

Признавая, что в настоящее время на юго-востоке «нет лесостепных участков плакорного положения» (с. 831), автор пытается привести косвенное доказательство их существования в прошлом, хотя и здесь возникает вопрос: о каком прошлом идет речь? В качестве косвенных доказательств приводятся климат, рельеф и почвы. «Климат этой территории в определенной степени засушлив и континенталеи, что отличает ее от других районов области» (с. 831). Эта общая фраза не подкрепляется никакими сравнительными метеоданными. Аналогичны сведения и по рельефу.

Самый веский, по мнению автора, аргумент — наличие вкраплений деградированного чернозема в почвенном покрове: «Поскольку общепризнанным является положение о том, что черноземные почвы формируются под травянистой степной растительностью, наличие черноземов и больших массивов темно-цветных почв на юго-востоке Брянской обл. есть убедительное свидетельство длительного пребывания здесь степной формации (сантиметровый слой гумуса накапливается за 600—800 лет!)» (с. 831).

Действительно, почвенный покров в этой части области представлен комплексом серых лесных почв. На этом фоне иногда встречаются вкрапления оподзоленных черноземов в западной части Севского и Комаричского районов. Но комплекс серых лесных почв широко представлен и в центральных районах области, т. е. эти почвы не специфичны для юго-востока. Изучение условий почвообразования в широколиственных лесах подтверждает мнение В. В. Докучаева о первичном лесном происхождении серых лесных почв. В южной части лесостепи серые лесные почвы, по мнению многих исследователей, могли возникнуть в результате деградации черноземов под влиянием лесной растительности.

Теперь о генезисе черноземов. Б. А. Францесон (1963), исследуя генезис черноземов СССР, указывает, что черноземы и серые лесные почвы лесостепи (в широком смысле) прошли стадию реградации: «Процессы реградации, протекавшие преимущественно под влиянием травянистой растительности . . . были чрезвычайно широко распространены в лесостепи. Все оподзоленные черноземы и серые лесные почвы в период переложной системы хозяйства в той или иной степени подверглись воздействию таких процессов реградации. Вполне возможно, что некоторые почвы, называемые в настоящее время оподзоленными черноземами произошли из темно-серых лесных почв, а некоторые темно-серые — из серых лесных путем их реградации» (Францесон, 1963 : 119). По данным К. П. Горшенина (1955), серые лесные почвы Тулун-Иркутской лесостепи после их освобождения из-под леса в течение нескольких десятков лет приобрели строение черноземов. Аналогичные данные имеются в работах П. И. Шаврыгина (1934), И. В. Тюрина (1939) и ряда других исследователей, показавших широкое распространение «очерноземливании» почв под влиянием травянистой растительности, захватывающей территории после леса. «Реградация в наши дни стала общепризнанным фактом» (Мильков, 1950 : 102). Известно, что после сведéния лесов на их месте происходит задернение почвы. «В полосе широколиственных лесов экологические условия для развития лугов особенно благоприятны на междуречных пространствах. При этом многие ассоциации вторичных остепненных лугов флористически и экологически сходны с луговыми степями» (Сочава, Семенова-Тян-Шанская, 1956 : 377).

Описывая флору и растительность Севского уезда, Святский (1905) отмечал, что в сочинении Павла Алеппского «Путешествие патриарха Антиохийского в Москву в XVII в.». Севский уезд в своей южной и северной частях отмечен как сторона непроходимого леса.

Про местность между Севском и р. Неруссой (бассейн рек Сев и Усожи), где проходила большая Путивльская дорога на Москву, этого не сказано. Напротив, автор описывает здесь крестьянские поля и проводимую на них работу. Местами же, говорит он, и лес рубят, очищают землю и немедленно ее засевают.

В свете приведенных данных вкрапления деградированного чернозема в фон серых лесных почв и степные группировки по склонам коренных берегов рек и балок, связанных с речными долинами, не могут свидетельствовать о зональной принадлежности юго-востока области к лесостепи (в узком смысле). Степные группировки здесь представляют собой участки экстразональной растительности в южной части подзоны широколиственных лесов. Зональными типами растительности являются широколиственные леса, преимущественно дубняки лещиновые снытевые и снытево-волосистоосоковые. Здесь же широко распространены сосняки с дубом лещиновые. По опушкам эти леса иногда остепнены.

Сравнительный анализ флористических списков водораздельных дубрав лесостепи и дубрав юго-востока Брянской обл. показал их существенное различие. Эти дубравы различают по комплексу видов. Для дубрав юго-востока Брянской обл. характерны следующие виды: бор развесистый, щитовник мужской, щитовник ланцето-гребенчатый, кочедыжник женский, гравилат городской, хвощ луговой, любка зеленоцветковая, гнездовка настоящая, дремлик чемерицевидный, зеленчук желтый, будра жестковолосистая, зубянка луковичная, хохлатка полая и др. Эти виды в дубравах лесостепи (в узком смысле) обычно отсутствуют. отдельные из них встречаются, но крайне редко. Для лесостепных дубрав характерен иной комплекс видов. Как указывает М. В. Муратова с соавторами (1980), положение южной границы зоны широколиственных лесов 5—6 тыс. лет назад существенно не менялось.

Не случайно Босек приводит и сведения о том, что сантиметровый слой гумуса накапливается за 600—800 лет, а мощность гумуса у деградированного чернозема — 70—90 см. Из данных цифр следует, что возраст этого гумуса может быть оценен в 42—72 тыс. лет. Очевидно, эти цифры, по мнению автора, свидетельствуют о «длительном пребывании степной формации» на юго-востоке области. Но так ли обстоит дело в действительности? И. П. Герасимов (1976), определяя абсолютный и относительный возраст почв по радиоактивному изотопу углерода гумуса, показал, что его возраст в верхних образцах серых лесных почв варьирует от 140—200 до 500—600 лет, в степных почвах (черноземах) — 1—2 тыс. лет. Профильные датировки курского тучного чернозема на глубине 10—20 см имели возраст 1680 лет, а на глубине 140—150 см — 6700 лет. Как считает Герасимов, подавляющее большинство абсолютных дат образцов современных почв колеблется от нескольких сот до тысячи лет. Все это лишь подтверждает вывод Докучаева, что почва формируется за 400—600 лет.

Таким образом, в статье Босека имеется целый ряд необоснованных выводов как в отношении зонального положения юго-востока Брянской обл., так и в отношении реликтового характера степных растений. Если группировки степных растений являются реликтовыми. то это важное ботанико-географическое явление и оно требует четких доказательств, а не умозрительных суждений.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е., Макаров В. В., Проскурякова Г. М., Скворцов А. К. (1975). Новые флористические находки в Брянской области. Бюл. МОИП. отд. биол., 5. — Босек П. З. (1975). Растения Брянской области. Брянск, Изд. Приокское. — Будыко М. И. (1971). Энергетическая база биосферы и ее использование естественной растительностью. В кн.: Ресурсы биосферы на территории СССР. М., Наука. — Герасимов И. П. (1976). Генетические, географические и исторические проблемы современного почвоведения. М., Наука. — Горшенин К. П. (1955). Почвы южной части Сибири. М.; Л., Изд. АН СССР. — Гроздов Б. В. (1950). Типы леса Брянской. Смоленской и Калужской областей. Брянск. — Гроздов Б. В. (1961). Растительные богатства Брянской области, их охрана и использование. Брянск, Брянский рабочий. — Дохман Г. И. (1968). Лесостепь европейской части СССР. М., Наука. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на их месте. В кн.: Растительный покров СССР. Пояснит. текст к Геоботанич. карте СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Миллер Н. С. (1971). Краткий геоботанический очерк Брянской области. Уч. зап. Новозыбк. пед. инст., 9. Смоленск. — Мильков Ф. Н. (1950). Лесостепь Русской равнины. М., Изд. АН СССР. — Муратова М. В., Суетова А. И., Бурашникова Г. И., Кроличенко Е. И. (1980). Климат и растительные зоны на территории СССР 5—6 тыс. лет назад. Природа, 7. — Носова Л. М. (1973). Флорогеографический анализ северной степи европейской части СССР. М., Наука. — Романова Е. Н. (1969). Некоторые особенности микроклимата Субарктических тундр. Тр. Глав. геофиз. обсерватории, 248. — Рыбаков Р. Т. (1955). К вопросу о распространении некоторых редко встречающихся растений в пределах Смоленской, Брянской областей и восточных районов Белоруссии. Тр. Белорус. с.-х. акад., 21. — Святский Д. И. (1905). Очерк растительности Севского уезда Орловской губернии. Материалы к познанию природы Орловской губ., 3. — Сочава Б. В., Семенова-Тян-Шанская А. М. (1956). Широколиственные леса. В кн.: Растительный покров СССР. Пояснит. текст к Геоботанич. карте СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Тюрин И. В. (1939). Почвы лесостепи. В кн.: Почвы СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Францессон В. А. (1963). Черноземные почвы СССР. Избр. труды. М., Сельхоз. литература. Хитрово В. Н. (1925). Растительность. В кн.: Природа Орловского края. Орел. Шапрыгин П. И. (1934). К вопросу о деградации и реградации серых лесных почв. Тр. Почв. инст. им. Докучаева, 10, 3. — Чернов Ю. И. (1975). Природная зональность и животный мир суши. М., Мысль. — Юрцев Б. А. (1966). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л., Изд. АН СССР.

А. Д. Булохов.

Брянский государственный
педагогический институт.

Получено 16 IX 1980.

Базилевская Н.А.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 92 : 58 (47+57)

ЗАСЕДАНИЕ, ПОСВЯЩЕННОЕ ПАМЯТИ П. М. ЖУКОВСКОГО (1888—1975), 1981

N. A. BAZILEVSKAYA. A MEETING, DEDICATED TO THE MEMORY OF P. M. ZHUKOVSKY (1888—1975)

25 февраля 1981 г. на биологическом факультете Московского государственного университета состоялось заседание, посвященное памяти П. М. Жуковского. Оно было организовано Московским отделением ВБО, Московским обществом испытателей природы и кафедрой низших растений МГУ.

В кратком вступительном слове член-корреспондент АН СССР **М. В. Горленко** охарактеризовал значение научной деятельности П. М. Жуковского для развития ботаники, генетики и растениеводства.

Было заслушано три доклада.

А. И. Атабекова (Сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева) в докладе «Жизненный путь П. М. Жуковского» сообщила краткие сведения о его биографии. П. М. Жуковский начал самостоятельную трудовую жизнь с 12 лет. После окончания физико-математического факультета Новороссийского университета он принял участие в экспедиции в Среднюю Азию под руководством Д. И. Мушкетова. В 1915 г. переехал в Тифлис, где начал работать в Политехническом институте и вскоре был избран директором ботанического сада и профессором кафедры растениеводства. Путешествуя по Кавказу, он нашел несколько новых видов культурных растений. Изучение Кавказской флоры позволило ему определить Кавказ как центр происхождения пшениц и многих видов плодовых растений. В 1925 г. Жуковский был приглашен Н. И. Вавиловым в Ленинград в Институт прикладной ботаники, позднее переименованный во Всесоюзный институт растениеводства (ВИР). В том же году он направился в экспедицию в Турцию, посетил Сирию, Месопотамию и о. Родос. В течение трех лет он собрал громадный материал по сельскому хозяйству этих стран, который лег в основу капитального труда «Земледельческая Турция», опубликованного в 1933 г. За эту работу ему были присвоены две ученые степени: доктора сельскохозяйственных и доктора биологических наук. В 1935 г. он был избран действительным членом Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. Ленина. П. М. Жуковский организовал в ВИРе первый в СССР гербарий культурных растений. Им описаны новые виды пшеницы, ржи и эгилопса.

В 1934 г. Жуковский был избран заведующим кафедрой ботаники в ТСХА, где проработал 18 лет, читал курс лекций по ботанике и подготовил много аспирантов. В 1951 г. он вернулся в Ленинград и был назначен директором ВИРа. Здесь он написал целый ряд работ, посвященных происхождению культурных растений, их иммунитету и селекции. Будучи директором ВИРа Жуковский совершил ряд экспедиций, в том числе на Корсику, в Латинскую Америку и в Мексику. В экспедициях он собрал большой семенной материал, познакомился с земледелием этих стран и выступал с докладами и лекциями в университетах и научных учреждениях. Его имя было широко известно во многих зарубежных странах: на ботанических конгрессах в Италии и во Франции он выступал с докладами и был почетным президентом VIII Международного ботанического конгресса в 1954 г. Он был избран членом-корреспондентом Германской академии сельскохозяйственных наук. П. М. Жуковский — автор многочисленных трудов по ботанике, генетике и растениеводству. Особо следует отметить его труд «Культурные растения и их сородичи» и курс «Ботаника» для университетов, сельскохозяйственных и педагогических вузов, выдержавший три издания.

Н. А. Базилевская (МГУ, биофак) в докладе «Развитие П. М. Жуковским учения Вавилова о центрах происхождения культурных растений» основное внимание уделила новым генцентрам, установленным Жуковским. В книге «Мировой генофонд растений для селекции (мегацентры и эндемичные микрогенцентры)» (1970 г.) Жуковский подчеркнул, что в ней им использованы идеи Вавилова. Мегацентрами он назвал крупные очаги культурных растений, которые совпадали с «центрами» Вавилова. В дополнение к очагам, установленным Вавиловым, Жуковский выделил еще четыре: Индостанский, Австралийский, Европейско-Сибирский и Североамериканский. Кроме того, Жуковский значительно раздвинул границы Абиссинского очага, выделенного Вавиловым, распространив его почти на всю тропическую и субтропическую Африку, где находятся центры происхождения многих культурных растений: арабского кофейного дерева, клещевины, арбуза, сорго, эндемичной масличной пальмы, риса с темным зерном и др. В Эфиопии, несмотря на большое разнообразие пшениц и ячменя, не встречается ни один дикорастущий вид этих родов. Эндемичны только фиолетовозерные пшеницы (остальные оказались гибридами) и дикий овес.

Новый Австралийский генцентр выделен Жуковским впервые: там были найдены интересные для использования в селекции генофонды хлопчатника, табака и цитрусовых. Европейско-Сибирский центр является первичным очагом многих огородных, прядильных и плодовых морозостойких растений. Североамериканский генцентр — родина подсолнечника, большинства видов винограда, своеобразных групп сливы, смородины, груши, табака и эндемичного «индейского риса» *Zizania aquatica* L.

Жуковский выдвинул концепцию «микрогенцентров», где сосредоточены эндемичные виды, родственные культурным растениям. Микрогенцентры Жуковский назвал «донорами зародышевых плазм», подчеркивая их значение для селекционных работ. В них часто встречаются виды с ценными свойствами, например дикорастущий томат *Lycopersicum esculentum* L., эндемик Галапагосских островов, отличающийся засухоустойчивостью; тыква *Cucurbita lundelliana* Bailey (Гватемала и Гондурас), дающая фертильные гибриды с разными видами тыквы, иммунные к болезням; австралийский лайм *Eremocitrus* — резко выраженный ксерофит. В Австралии найдены эндемичные виды хлопчатника, устойчивые к засухе. Установленные Жуковским микрогенцентры открывают широкие возможности для селекционеров.

Ю. Т. Дьяков (МГУ, биофак) в докладе «Работы Жуковского по иммунитету растений» остановился на экспериментальных и теоретических трудах, а также организационной деятельности Жуковского. Будучи крупным граминологом Жуковский собрал, описал и детально изучил ряд новых видов пшеницы и других злаков. Среди них *Triticum timopheevi*, устойчивый к комплексу болезней, *Aegilops umbellulata* — вид, из которого впервые был транслоцирован в мягкую пшеницу ген устойчивости к бурой ржавчине и с использованием которого был разработан метод переноса генов в разные виды злаков. Им были созданы гибридные виды: «грибобойная» пшеница *Triticum fungicidum* и *Haynatricum* — межродовой гибрид *Triticum*×*Haynaldia*. Большую работу проводил П. М. Жуковский также по переводу видов пшеницы, представляющих интерес в качестве доноров генов устойчивости к болезням, на 42-хромосомный уровень.

Исходя из указаний Н. И. Вавилова о том, что устойчивые виды и формы растений надо искать на их первоначальной географической родине, а также обобщая данные других исследователей, Жуковский пришел к выводу, что наиболее устойчивые к болезням растения произрастают в местах, представляющих совместную родину паразита и хозяина, однако полный иммунитет там, как правило, отсутствует. Этот вывод был им выражен в теории сопряженной эволюции растения-хозяина и паразита на их совместной родине. По его данным, высокоустойчивые к болезням виды на самом деле представляют собой гетерогенные популяции, это совокупности форм с высокой полевой устойчивостью, среднеустойчивых и восприимчивых к заболеваниям, поэтому и посевы культивируемых растений должны быть представлены смесями сортов или линий с разной степенью устойчивости к болезням.

П. М. Жуковский страстно боролся за внедрение в работу селекционеров и фитопатологов генетических знаний, считая, что иммунитет — прежде всего явление генетическое. Будучи главным редактором журнала «Генетика» он открыл его страницы для статей по иммунитету растений, и сейчас этот журнал постоянно печатает статьи по этой проблеме.

Много лет он возглавлял Комиссию по иммунитету растений ВАСХНИЛ, регулярно организуя всесоюзные совещания, на которых, как правило, выступал с интересными докладами.

В организованном при Академии наук СССР Научном Совете по проблемам генетики и селекции П. М. Жуковский возглавлял Секцию по генетике иммунитета растений, которой руководил до последних дней.

Закрывая заседание, М. В. Горленко сообщил, что П. М. Жуковский подготовил большое число кандидатов наук, в настоящее время многие из них являются уже докторами биологических наук и с успехом продолжают его дело.

Н. А. Базилевская.

Московский государственный университет.

Получено 30 IV 1981.

УДК 581.9 (571.1/5) : 58 (063)

ИЗУЧЕНИЕ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СИБИРИ В X ПЯТИЛЕТКЕ

(Третья научная сессия, Новосибирск, 27—29 IV 1981)

N. S. VODOPYANOVA, V. P. SEDELNIKOV. THE STUDY ON THE FLORA AND VEGETATION OF SIBERIA DURING THE 10TH FIVE-YEAR PERIOD (THE 3D SCIENTIFIC SESSION, NOVOSIBIRSK, APRIL 27—29, 1981)

Водопьянова Н.С., Седельников В.П.

Научная сессия регионального координационного Совета по проблемам ботаники Сибири, организованная в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР (ЦСБС), подвела итог работы ботаников Сибири за прошедшее пятилетие. В сессии приняло участие свыше 80 человек из научно-исследовательских учреждений и высших учебных заведений Иркутска, Новосибирска, Барнаула, Кургана, Новокузнецка, Томска, Омска, Тюмени, Улан-Удэ, Читы, а также государственных заповедников: Алтайского (пос. Яйлю), Байкальского (пос. Танхой) и «Малая Сосьва» (Тюменская обл.). На пленарных и секционных заседаниях было заслушано 50 докладов.

Сессию открыл председатель координационного Совета **Л. И. Малышев**, рассказавший о вкладе сибирских ботаников в изучение растительного покрова региона, об активизации в последние годы их усилий в охране редких и исчезающих видов растений и фитоценозов. О последнем свидетельствуют материалы специальной сессии Совета в 1979 г., посвященной актуальным вопросам охраны растительного мира Сибири (данные опубликованы в сборнике «Охрана растительного мира Сибири». Новосибирск, Наука, 1981), и выход из печати сводки «Редкие и исчезающие растения Сибири» (Новосибирск, Наука, 1980), подготовленной коллективом сибирских ботаников.

На пленарном заседании были заслушаны доклады ведущих ученых, представлявших различные научные коллективы Сибири.

А. В. Положий рассказала о завершении ботаниками Томского государственного университета (ТГУ) многолетней работы по инвентаризации флоры Приенисейской Сибири и составлению «Флоры Красноярского края» (в 10 выпусках). На исследованной территории выявлено 2067 видов сосудистых растений — представителей арктической, лесной, степной и высокогорной флор. Своеобразие флоры выражается в значительном эндемизме, в присутствии большого числа плейстоценовых реликтов, в географических связях и особенностях генезиса. Флора Приенисейской Сибири (особенно степей) перспективна для поиска новых источников сырья.

В докладе **И. М. Красноборова, М. Н. Ломоносовой, С. А. Тимохиной, Е. И. Коротковой** (ЦСБС) подведен итог флористических исследований в Тувинской АССР. В настоящее время установлено, что флора республики насчитывает 1775 видов, принадлежащих к 507 родам, 112 семействам. Это на 540 видов больше, чем указывалось в наиболее полной сводке по флоре Тувы, принадлежащей К. А. Соболевской (1953). Исследования проведены методом конкретных флор. Выявлены таксономические, географические и экологические особенности флоры.

Коллективом ЦСБС завершено изучение полезных растений во флоре западного участка БАМа. Выявлено 500 видов растений потенциально полезных, из них по запасам сырья имеют хозяйственное значение 47 видов: лекарственных (6), витаминоносных (6), кормовых (25), пряноароматических (7), дубильных (3). Наибольшей продуктивностью и крупными размерами отличаются растения в Казачинско-Ленском р-не и Чарской котловине. Об этом сообщила **К. А. Соболевская** в докладе, написанном совместно с **Р. Я. Пленник, Г. Н. Пушкаревым, Э. М. Гонтарь, Г. И. Гороховой, В. И. Кузьминым, Е. В. Тюриной, И. Н. Гуськовой, Г. И. Высочиной.** Докладчик предложила районирование территории по запасам сырья.

В докладе **А. В. Куминовой** дана обобщенная характеристика растительного покрова Тувинской АССР. Исследование проводил коллектив лаборатории геоботаники ЦСБС на территории 13 административных районов. Выявлено и отражено на картах основное разнообразие фитоценозов, принадлежащих степному, луговому, лесному, болотному и тундровому типам растительности. Прослежены закономерности высотной поясности. Изучено антропогенное воздействие на естественный растительный покров. В результате анализа растительного покрова выявлены его сходство с растительностью горных систем и островных степей других районов южной Сибири и своеобразные черты, связанные с особым комплексом природных условий.

Доклад **О. М. Кожовой, Г. Ф. Загоренко и Г. И. Кобановой** посвящен состоянию и прогнозу изменений растительных сообществ в водоемах Восточной Сибири, осуществляемых на основе многолетних режимных наблюдений с использованием математических моделей (Институт биологии Иркутского государственного университета — ИГУ). Постановка подобных исследований альгофлоры и водных фитоценозов определяется интенсивным использованием водоемов в народном хозяйстве. Установлено, что при зарегулировании Ангары ее альгофлора изменилась коренным образом. В Байкале резкие устойчивые изменения в отдельных местах не обнаруживаются, но прослеживается общая тенденция структурных отклонений в фитоценозах планктона.

О современном состоянии изученности альгофлоры Западной Сибири доложила **Т. А. Сафонова** (ЦСБС). На основании анализа около 350 литературных источников и использования личных рукописных материалов составлен каталог, который включает основные сведения по каждому таксону. Впервые сделана попытка выявить особенности структуры альгофлоры в целом и водоемов различных типов. Водоемы Западной Сибири содержат около 1800 видов водорослей из 320 родов и 9 отделов. Ведущими являются зеленые водоросли (38.8%), наименьшее количество — красных (0.2%). Установлено изменение структуры альгофлоры в связи с типологией водоемов.

Часть докладов была заслушана и обсуждена на отдельных секциях.

Секция «Флора и систематика высших растений»

(руководитель *Л. И. Малышев*)

Об итогах многолетних флористических исследований в Алтайском заповеднике рассказано в совместном докладе сотрудников этого заповедника **А. В. Галанина** (сейчас он работает в другом учреждении), **Н. И. Золотухина, И. Б. Золотухиной, Л. В. Мариной, Т. Е. Тепляковой**. На территории заповедника выявлено 1400 видов сосудистых растений, что на 600 видов превышает ранее опубликованный список. Впервые проведено детальное микрорайонирование, выделено 33 микрорайона, относящихся к 7 районам и 5 округам Алтае-Саянской флористической провинции. В докладе **Т. Е. Тепляковой** проанализированы географические связи видов неморального флористического комплекса Алтая.

Первые сведения о разнообразии флоры заповедника «Малая Сосьва» (организован в 1976 г.) сообщила его сотрудница **А. Л. Васина**. До этого основным материалом, в какой-то мере характеризующим флору и растительность заповедника, были неопубликованные результаты исследований бывшего Кондо-Сосьвинского заповедника, проведенные в 1941—1944 гг. Е. В. Дорогостайской и К. В. Грановским.

Завершена инвентаризация флоры Курганской обл., что позволило, по мнению **К. П. Федотовой** (Курганский государственный педагогический институт), выявить редкие, исчезающие и сокращающие ареал виды растений. Их в настоящее время 49. Для каждого вида определены категория угрожаемого состояния и категория охраны. Вопросы охраны растений также освещены в сообщении **Г. П. Дюрягиной** (ЦСБС). Многолетний опыт работы по размножению алтайских аконитов и других редких и исчезающих растений Сибири позволил ей показать, что интродукция основывается на семенном способе размножения, в данном случае более рациональном и эффективном. Исследование биологии прорастания семян дает возможность прогнозировать результаты интродукции редких видов.

Завершение сотрудниками ЦСБС флористических исследований Тувы позволило **В. М. Ханминчуну** дать обобщенную характеристику флоры дриадовых сообществ. Выявлена их флористическая целостность. В результате сравнения поясно-зональных групп с применением коэффициента Стугрена—Радулеску показано наибольшее сходство сообществ по составу арктоальпийских видов. В докладе **М. П. Данилова** рассматривался флористический комплекс каменистых обнажений Тувы. Своеобразие систематической структуры комплекса, систематическая обособленность таксонов различного ранга, развитие эндемизма позволили докладчику говорить об относительной развитости и древности этого комплекса. Выявлены два флористических рубежа в западной и восточной частях территории.

О результатах всестороннего изучения ели сибирской доложил **Г. И. Зайков** (Омский государственный педагогический институт — ОГПИ). Он установил степень участия и значение вида в соответствующих флористических районах СССР, выделил и описал 8 подвидов, 8 разновидностей, 12 подразновидностей, 45 популяций, 43 формы. Определено практическое значение внутривидовых категорий, проведены районирование лесов с участием ели сибирской и их классификация.

Вызвало интерес выступление **Л. А. Малаховой** (ТГУ). Она рассказала о цитогенетических исследованиях природных популяций цветковых растений Западной Сибири. Изучена хромосомная изменчивость у представителей семейств лютиковых (36 видов) и лилейных (14 видов), выяснена адаптационная роль хромосомного полиморфизма растений с учетом экологических и географических условий произрастания.

Л. И. Малышев ознакомил с проектом программы издания «Флоры Сибири» (1981—1985 гг.), рассказал о целесообразности и своевременности такой сводки. Предполагаемые главные исполнители — ЦСБС (Лаборатория систематики и флорогенетики, Гербарий) и ТГУ (Гербарий имени П. Н. Крылова, Лаборатория флоры и растительных ресурсов). Возможно также привлечение специалистов из других научных учреждений. Главная задача составления «Флоры Сибири» — обобщение и ревизия данных о видовом составе растений региона на основе критической проработки фактического материала на уровне вида и подвида.

Секция «Низшие и мохообразные растения Сибири»

(руководитель *Т. А. Сафонова*)

В докладе «Основные закономерности в распространении мхов Среднего Приобья» **Л. А. Косачева** (ОГПИ) рассказала о преобладающем влиянии, которое оказывает на видовое разнообразие бриофлоры прогрессирующий болотообразовательный процесс. Оно выразилось в обилии видов болотных мхов в лесах (42.6%) и на лугах (50%), в преимущественном участии представителей семейства сфагновых во флоре листостебельных мхов.

Л. С. Миловидова и **Н. Ю. Толстова** (ТГУ) доложили материалы исследований грибов-микромицетов: хитридиевых, пероноспоровых, сумчатых, головневых, ржавчинных и несовершенных, обитающих на культурных и дикорастущих растениях Томской обл. Эти грибы представлены 5 классами, 13 порядками, 36 семействами, 138 родами, 709 видами и 144 формами. Приведены результаты многолетних наблюдений за развитием паразитов.

О влиянии степени рекреационной нагрузки на зараженность сосны обыкновенной корневой и сосновой губками рассказал **Б. П. Чураков** (Алтайский государственный университет — АГУ). Зараженность сосны изучали на трех стадиях дигрессии, исследование проводили в двух типах леса: сосняке-брусничнике и сосняке-черничнике. Сделан вывод о большей устойчивости к зараженности грибными губками сосняков брусничных по сравнению с черничными, об уменьшении зараженности лесов корневой губкой с увеличением рекреационной нагрузки.

Результаты изучения видового состава и сезонной динамики численности фитопланктона р. Иртыш у г. Омска доложила **Т. И. Зенюк** (ОГПИ). За период исследования зарегистрировано 87 видов и разновидностей водорослей. Показано изменение видового состава водорослей и их концентрации по месяцам. Наиболее интенсивное развитие приходится на июнь, июль и август. Начиная с июня в планктоне преобладают диатомовые и зеленые водоросли. Загрязнение Иртыша органическими веществами делает необходимым усиление санитарной охраны реки.

Секция «Растительные ресурсы Сибири»

(руководитель *К. А. Соболевская*)

В докладе **И. В. Тарана** (ЦСБС) «К вопросу прогнозирования использования лесных ресурсов Западной Сибири» рассмотрены ресурсная оценка лесов Западной Сибири, динамика расчетной лесосеки за последние 30 лет, даны прогнозы по использованию лесных ресурсов в ближней и дальней перспективе, а также показана необходимость использования при этом комплексного подхода с соблюдением принципа расширенного воспроизводства лесных богатств.

Несколько докладов посвящено всестороннему изучению лекарственного растительного сырья. **А. В. Положий** и **Г. М. Свиридонов** (ТГУ) рассказали о завершении первого этапа изучения ресурсов лекарственного сырья на обширной территории горных районов Южной Сибири. Выявлены общие и эксплуатационные запасы, разработана общая схема системы рационального использования и восстановления ресурсов лекарственного сырья в Южной Сибири, которая в последующие годы будет конкретизирована и уточнена.

Закончены изучение, инвентаризация и картирование дикорастущих лекарственных растений в Новосибирской обл. Об этом доложила сотрудник ЦСБС **В. М. Триль**. Обследовано 30 районов по общесоюзному плану и разработанной ВИЛР методике (Крылова, Шретер, 1971). Выявлены районы, наиболее богатые по видовому составу и запасам сырья, показано преобладание травянистого лекарственного сырья в лесостепной и степной зонах, отмечено, что необходим регулированный сбор сырья.

В докладе **В. Г. Минаевой** (ЦСБС) показана необходимость изыскания и изучения лекарственных растений сердечно-сосудистого действия, в частности источников получения препаратов Р-витаминного действия. В последние десятилетия проведена биохимическая оценка 400 видов растений, содержащих флавоноиды, выделены перспективные для дальнейшего изучения роды и виды, доказана возможность использования всех сибирских видов рода володушка как сырья для получения Р-витаминных препаратов.

О многолетнем изучении экотипов желтой и степной люцерны, эспарцета, пажитника, астрагалов рассказали **И. П. Савоськин** и **Р. Б. Кадырова** (ЦСБС). Наибольшее количество протеина и сырого жира обнаружено в надземных органах в фазе начала их стеблевания. Горные экотипы в фазе бутонизации — начало цветения характеризуются более высоким содержанием протеина в надземной части по сравнению с равнинными лугово-степными.

Э. М. Гонтарь (ЦСБС) проанализировала лесные сообщества районов западного участка БАМа. Особое внимание уделено сообществам с участием полезных ягодных растений. Охарактеризованы возрастной состав, продуктивность, морфобиологические и биохимические особенности ценопопуляций брусники. Выделены группы полезных растений по их использованию.

Секция «Растительность Сибири»

(руководитель *А. В. Куминова*)

Заслушано 17 докладов, посвященных подведению итогов многолетнего изучения типов растительности Сибири. Наиболее полно как в географическом, так и в методологическом планах был проанализирован луговой тип растительности. **Г. Г. Павлова** (ЦСБС) подвела итоги изучения луговой растительности суходолов юга Средней Сибири, площадь которых превышает 20 тыс. км^2. В докладе были приведены основные закономерности географического размещения, экологической приуроченности, типологический состав, фитоценотические особенности и хозяйственное состояние суходолов. Особенности луговой растительности Центрального Забайкалья показала **Н. В. Уманская** (Читинский государственный педагогический институт — ЧГПИ) на примере лугов лесостепной части Сохондинского заповедника, где формирование лугов обусловлено рядом региональных особенностей, в результате чего преобладают остепненные и заболоченные луга, обедненные флористически. Большой интерес вызвал доклад **Е. П. Прокопьева** (ТГУ) «Экологический анализ растительности поймы Иртыша», в котором на большом фактическом материале с помощью экологических формул растений оценены условия местообитаний, выделено 47 индикаторных групп видов и разработана экологическая классификация растительности и классификация местообитаний.

Антропогенная динамика суходольных луговых сообществ Салаирского кряжа отражена в докладе **А. В. Ронгинской** (ЦСБС): основные типы антропогенных смен и связанные с ними изменения структуры сообществ, количественные показатели 8-летней динамики основных типов луговых сообществ при сенокосном использовании и заповедном режиме. О многолетних исследованиях луговой растительности в Южном Забайкалье рассказал **А. М. Зарубин** (ИГУ). На характер луговой растительности в этом регионе большое влияние оказывают зональные факторы, что выражается в широком развитии остепненных лугов. Своеобразие растительности заключается также в высокой степени галофитности, которая проявляется в формировании галофитных вариантов настоящих, остепненных и болотистых лугов. Характеристике высокогорной растительности Тувинской АССР посвящен доклад **В. П. Седельникова** (ЦСБС). Он осветил типологическую структуру растительности и соотношение площадей, занятых отдельными типами; каждый из 8 основных флористических комплексов характерен для определенного набора сообществ, связанных сходными топоэкологическими условиями.

Динамика напочвенного покрова равнинных пихтовых лесов в подзоне южной части Западной Сибири показана в докладе **Л. А. Игнатьевой** (Институт леса и древесины СО АН СССР). Полученные материалы могут быть использованы при создании зонального заказника равнинных пихтовых лесов. Изучению мозаичности тополевых лесов Южного Прибайкалья был посвящен доклад **О. П. Дутиной** (ИГУ), которая выявила две формы мозаичности: контурную и скрытую. Наибольшая мозаичность свойственна чистым тополевым лесам, что связано со слабой эдификаторной ролью тополя и хорошо выраженным микрорельефом.

В докладе **Б. Б. Намзалова** (ЦСБС) «Опустыненные степи Тувы» показано, что степи Тувы, находящиеся на стыке резко контрастных физико-географических областей, имеют свои характерные особенности и представлены сообществами различной географической ориентации. Приведены классификация опустыненных степей Тувы, их детальная формационная характеристика.

Об опытах и перспективах геоботанических исследований в заповеднике «Малая Сосьва» доложил **М. И. Гаврилов.** Территория заповедника представляет собой комплекс долинных растительных ассоциаций, на ней почти не представлены коренные ассоциации; в связи с этим она не соответствует функциям заповедника, требуется ее расширение.

Карту растительности М. 1 : 50 000 центральной части хр. Хамар-Дабан представила **Е. Г. Мартусова** (Байкальский заповедник). Основной полевой картируемой единицей явились ассоциации, которые при последующей обработке объединены в группы. Объем этих групп различен в зависимости от типов растительности. С использованием цветовых шкал и различных знаков на карте показаны 23 категории растительности.

О необходимости выделения Юго-Восточного Прибайкалья в особую торфяно-болотную провинцию доложила **И. Г. Ляхова** (ИГУ). Она убедительно показала исключительное своеобразие болотных массивов исследованного региона, которое не позволяет включить эти болота ни в одну из существующих болотных провинций.

С докладом «Научные основы рационального использования и улучшения природных сенокосов и пастбищ Барабы» выступила **Т. А. Вагина** (ЦСБС); основываясь на результатах комплексных исследований генезиса, эволюции и структуры системы биогеоценозов Барабы, автор доказывает необходимость разработки мероприятий не для отдельных типов растительности, а для системы фитоценозов из разных типов, объединенных общностью происхождения. Это позволит проводить практические мероприятия, ускоряя или задерживая развитие фитоценозов на наиболее полезных для человека стадиях.

Сравнительному анализу суходольных лугов сенокосного и пастбищного использования в Приобской лесостепи был посвящен доклад **Т. В. Мальцевой** (ЦСБС), которая показала, что травостой лугов пастбищного использования более ксерофилен; преобладают размножающиеся вегетативно виды. Приведены сравнительные данные по биологической продуктивности сенокосных и пастбищных лугов.

Особый интерес вызвал доклад **С. И. Зарубина** (Тюменский государственный педагогический институт) «Анализ доминантов травянистых сообществ Тоболо-Ишимской лесостепи», в котором приведены данные о сравнительной ценотической роли 100 доминирующих видов. Изложены методики определения коэффициента доминирования для оценки степени эдификаторной роли видов и порядка эдифицирования ценопопуляций в фитоценозах.

Антропогенные изменения растительности бассейна р. Алей осветила в докладе **Т. А. Терехина** (АГУ). Использована методика экологических профилей. Наиболее существенные изменения связаны с деятельностью горнообогатительных заводов и с освоением целинных земель. В результате этой деятельности коренная растительность сохранилась только в верховьях р. Алей и ее притоков.

В докладе **Г. Д. Дыминой** (ЦСБС) охарактеризована сорно-полевая растительность восточной части Тувинской котловины. Установлен видовой состав сорняков региона и дана их краткая характеристика.

Секция «Экология растений и фитоценозов Сибири»

(руководитель *А. А. Горшкова*)

З. Р. Парамонова и Ю. Е. Филиппова (Новосибирский государственный педагогический институт) сообщили о результатах изучения динамики оводненности листьев и их водоудерживающей способности, а также динамики общего белкового и небелкового азота. Полученные показатели они связывают со степенью ксероморфности отдельных видов и их анатомическими особенностями. Объектами исследования были преимущественно мезофиты. Рассмотрению водного режима мезофитов посвящен и доклад **Л. Н. Касьяновой и Н. Н. Погодаевой** (Лимнологический институт, Иркутск) «Транспирация растений в дельте р. Верхняя Ангара». Произведена оценка суммарного расхода воды на транспирацию, составлены карты расхода воды отдельными сообществами, которые позволяют установить причины заболачивания и устранить отрицательное влияние болот мелиоративными работами.

А. А. Горшкова (совместно с **Ж. Ф. Пивоваровой** и **С. К. Стебаевой**) рассказала о негативных последствиях нерационального использования степных пастбищ. Находясь на последних стадиях дигрессии, они имеют продуктивность не более 1 ц/га. Изучены скорость и степень восстановления сбитых участков степей в Центральной котловине Тувы в условиях кратковременного заповедного режима. Учтены изменения запасов фитомассы, проективного покрытия и группировок почвенных водорослей в караганово-осочково-овсецовом сообществе настоящей степи на разных стадиях дигрессии. Двухгодичная изоляция пастбищ дала обнадеживающие результаты. Наблюдения будут продолжены.

А. Н. Лошакова (Иркутский сельскохозяйственный институт) доложила о результатах многолетних исследований растительности природных кормовых угодий Приангарья в связи с их пастбищной дигрессией. Проведены наблюдения в сообществах, относящихся к различным типам растительности: лесному, луговому и степному. Выяснена зависимость дигрессионного процесса от природных условий региона. Наиболее быстро он протекает в засушливом Ольхонско-Приангарском лесостепном округе.

На примере сибирских лесных эфемероидов **Н. П. Лубягина** (ЦСБС) охарактеризовала годичный цикл развития 4 видов (кандык сибирский, хохлатка крупноприцветниковая, ветреница алтайская, ветреница голубая), являющихся эдификаторами черневой тайги. Отмечено, что бо́льшая часть активных фаз развития у эфемероидов приурочена к периодам с низкими температурами почвы и воздуха. **Л. К. Бардонова** (Бурятский государственный педагогический институт) доложила итоги исследований возрастного состава популяций ячменя короткоостистого в экологическом ряду в пойме р. Иволга (Западное Забайкалье). Изучены онтогенез и возрастные спектры ценопопуляций ячменя в шести точках поймы. Знание химизма и физических свойств почвы позволило объяснить различный характер возрастных спектров по сообществам.

Выступление **З. И. Гладковой** (Новосибирский государственный университет) и **В. В. Кириллова** (Институт гидрометеорологии, Новосибирск) было посвящено исследованию состава и степени развития высшей водной растительности в водоемах-охладителях в Кадатском и Тамбарском водохранилищах. Высказано предположение, что подогрев воды приведет к изменению количественного соотношения отдельных видов растений и усилению роли термофильных видов.

В докладе **Б. И. Дулеповой** (ЧГПИ) «О ленскотипчаковых и литвиновотипчаковых степях» изложены результаты многолетнего изучения степных формаций, эдификаторами которых являются два близких в систематическом отношении вида: овсяница ленская и овсяница Литвинова. Выяснено, что эти формации хорошо обособлены в эколого-ценотическом отношении и даже принадлежат к различным ландшафтным категориям степей.

На заключительном пленарном заседании заслушана информация **К. А. Соболевской** о ходе подготовки к составлению серии выпусков «Биология нуждающихся в государственной охране растений Сибири».

С отчетом о научно-организационной деятельности координационного Совета по проблемам ботаники Сибири в 1980 г. выступил заместитель ученого секретаря **В. П. Седельников**. На основании докладов руководителей секций были обсуждены планы ботанических исследований в Сибири и откорректированы задачи на 1981—1985 гг.

Н. С. Водопьянова, В. П. Седельников.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 19 VIII 1981.

CONTENTS

Page

M. G. Pimenov, E. V. Kluykov. Critical analysis of the genera *Hyalolaena* and *Hymenolyma* and the related taxa of *Umbelliferae—Apioideae* 873

D. B. Arkhangelsky. Morphological types of pollen grains of recent flowering plants 890

D. V. Gromyko. A comparative-anatomical study of wood in the family *Taxodiaceae* 898

T. V. Sedova. A comparative-cytological study on unicellular green algae. IV. Some peculiarities of mitosis in *Actinastrum* 907

N. G. Rytova. The pattern of lateral bud initiation in grasses (*Poaceae*) and the nature of the prophyll and its internode (branched metamer as a structure unit of plant body in grasses) 913

Ya. P. Didukh. The problems in the activity of plant species 925

COMMUNICATIONS 936

T. L. Andrienko, S. Ju. Popovich, Ju. R. Shelyag-Sosonko. Slope bogs of the Ukrainian Carpathians. (936). — **L. V. Averyanov, E. L. Averyanova, A. N. Lavrenko.** The caryosystematic study of the orchids (*Orchidaceae*) of the Pechoro-Ilychsky reservation. (945). — **V. N. Khramtsov.** The productivity of *Bromopsis variegata* (*Poaceae*) in the phytocoenoses of the Teberda reservation. (951). — **L. E. Belyaeva, N. S. Fursa.** The embryology of *Alliaria officinalis* (*Brassicaceae*). I. Formation of male and female flower structures and the study of the flavonoid composition. (959). — **E. V. Dmitrieva.** The dynamics of the growth rate of pine in the forest-steppe of the Russian Plain. (969). — **T. G. Derviz-Sokolova.** The life forms of willow from the north-east of the USSR. (975). — **L. K. Ivanyukovich, Yu. A. Doronina.** A review of the species of the series *Caffra* of the section *Sorghum* of the genus *Sorghum* (*Poaceae*). (982). — **V. V. Fedotov.** The genus *Dioncophyllites* in the Eocene flora of Raitschikha from the Amur District. (985). — **N. I. Blokhina.** Some additional data on the Palaeogene species *Metasequoia klerkiana* (*Taxodiaceae*). (988). — **G. Ph. Zagorenko, G. I. Kobanova.** On the representative of the genus *Koliella* ((*Ulothrichaceae*) from the Lake Baikal. (990). — **I. V. Blagoveshchenskiy, N. V. Blagoveshchenskaya.** Some data on the distribution of white bog mosses from the Ulyanovsk Predvolzhye. (993).

FLORISTIC FINDINGS 997

V. P. Botschantzev, J. Kurbanov. *Cephalorrhynchus brassicifolius* (*Asteraceae*) — a new species for the flora of the USSR. (997). —**G. I. Stepnin.** The findings of *Typha shuttleworthii* (*Typhaceae*) from West Caucasus. (998). — **V. V. Yakubov.** The finding of *Asplenium viride* (*Aspleniaceae*) in the Kamchatsk District. (999).

METHODS IN BOTANICAL RESEARCH 1001

M. A. Zaslavsky. Lyophilous plant drying. (1101).

OBITUARIES 1006

E. G. Bobrov. In memoriam Antonina Ivanovna Pojarkova (20 II 1897—10 X 1980). (1006).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1011

A. D. Bulokhov. *P. Z. Bosek.* On the distribution of steppe plants on the territory of the Briansk District. 1980. (1011).

CHRONICLE 1016

N. A. Bazilevskaya. A meeting, dedicated to the memory of P. M. Zhukovsky (1888—1975). (1016). — **N. S. Vodopyanova, V. P. Sedelnikov.** The study on the flora and vegetation of Siberia during the 10th five-year period (the 3d scientific session, Novosibirsk, April 27—29, 1981). (1018).

К ст. Д. В. Громыко, с. [illegible]

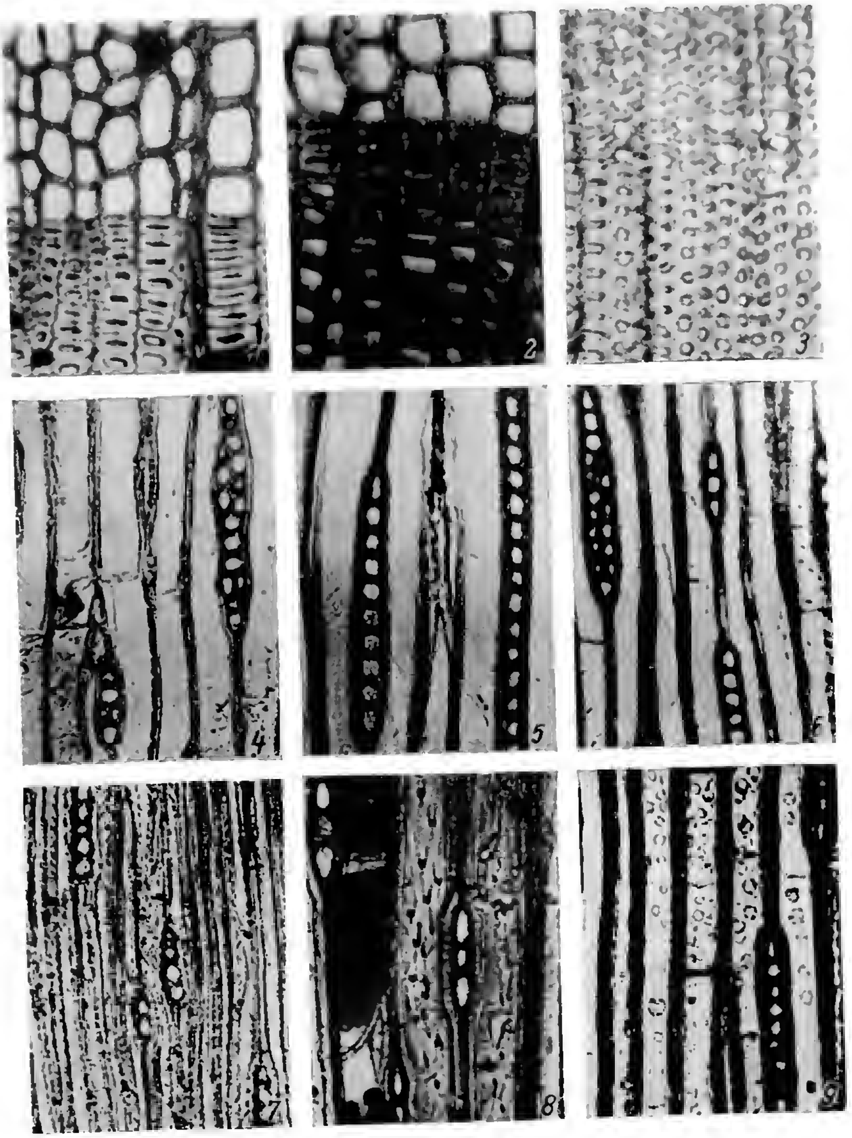


Рис. 1.

1, 8 — *Sequoiadendron giganteum*; 2 — *Cunninghamia lanceolata*; 3, 7 — *Taiwania cryptomerioides*; 4 — *Taxodium distichum*; 5 — *T. mucronatum*; 6, 9 — *Sequoia sempervirens*. 1—3 — поперечные срезы; 4—9 — тангентальные срезы. Увел. 144.

К с. 899

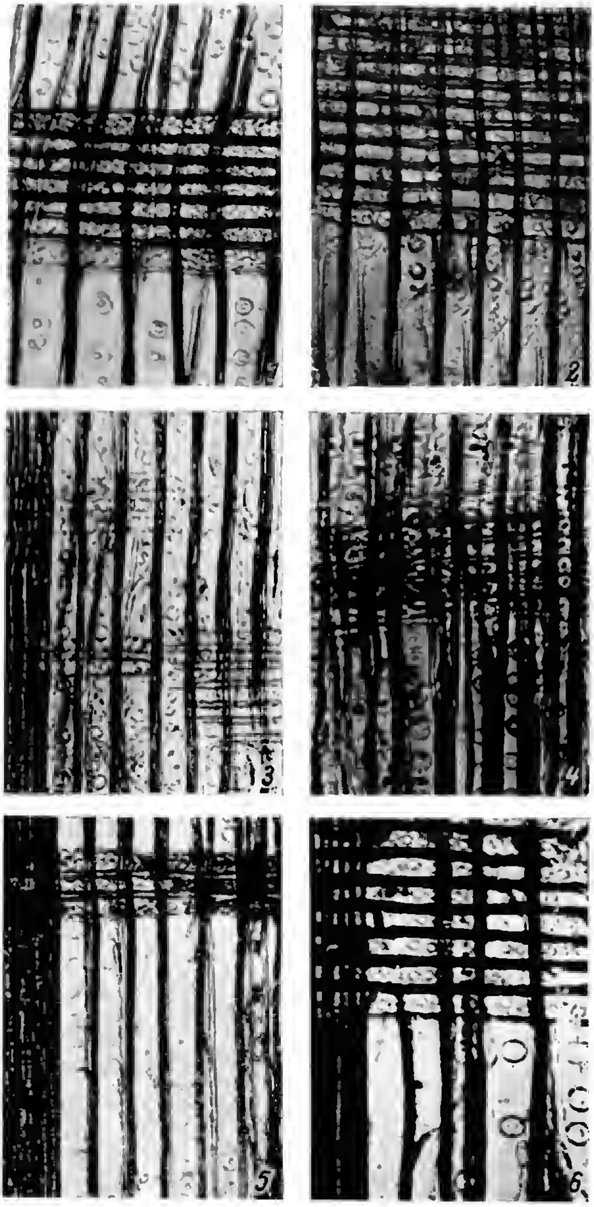


Рис. 2.

1 — Taxodium mucronatum, 2 — T. distichum, 3 — Athrotaxis cupressoides, 4 — Sequoia sempervirens, 5 — Glyptostrobus pensilis, 6 — Sequoiadendron giganteum.

1—6 — радиальные срезы. Увел. 144.

К с. [illegible]

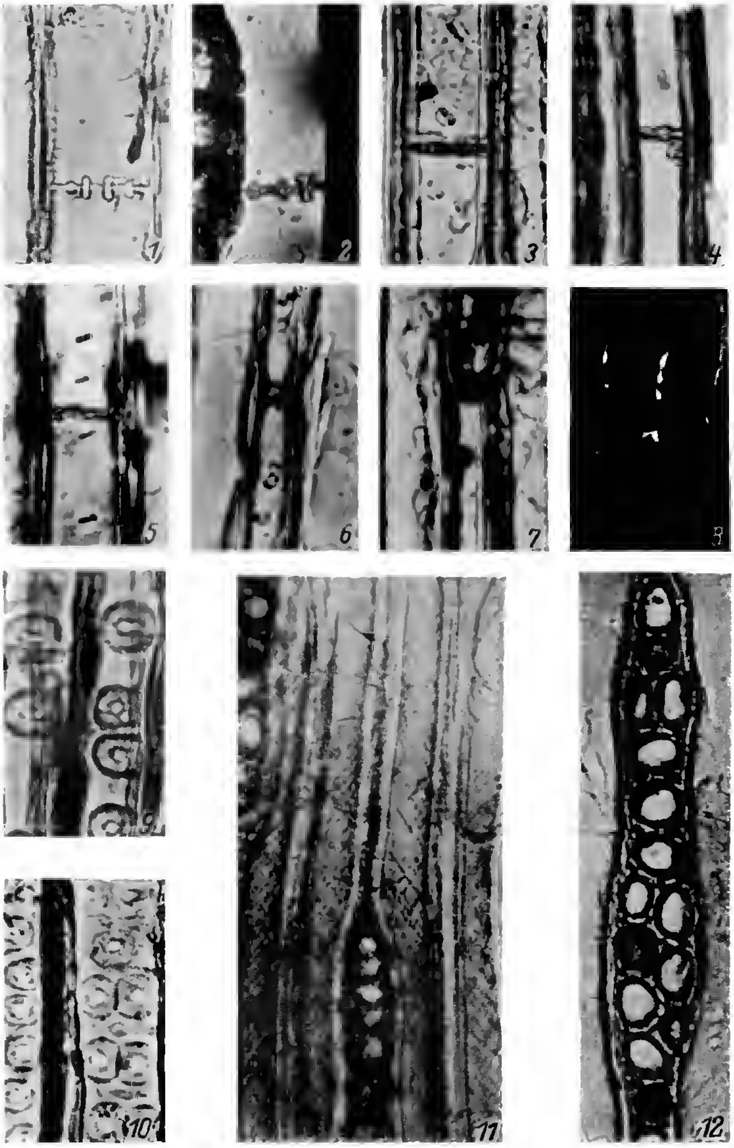


Рис. 3.

1, 12 — *Taxodium distichum*; *2* — *T. mucronatum*; *3, 6, 10* — *Glyptostrobus pensilis*; *4* — *Cryptomeria japonica*; *5, 9* — *Sequoia sempervirens*; *7* — *Athrotaxis cupressoides*; *8* — *Sequoiadendron giganteum*; *11* — *Taiwania cryptomerioides*. Поперечные стенки паренхимных клеток: *1—5* — тангентальные срезы, *6—8* — радиальные; *9* — трабекулы на радиальном срезе, *10* — двурядная поровость на радиальном срезе; *11* — спиральная штриховатость на тангентальном срезе; *12* — частично двурядный луч на тангентальном срезе. Увел. 360.

К с. 899

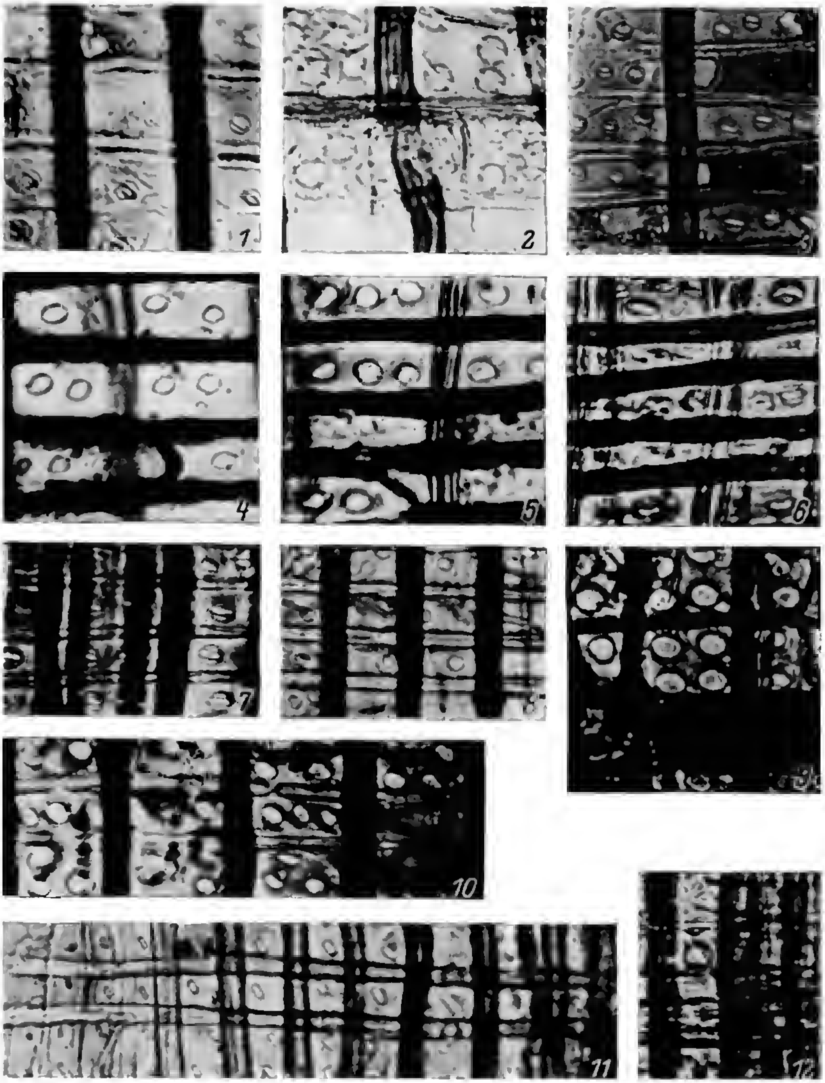


Рис. 4.

1, 2 — Taxodium mucronatum; 3 — T. distichum; 4—6 — Sequoiadendron giganteum; 7 — Sequoia sempervirens; 8 — Metasequoia glyptostroboides; 9, 10, 12 — Glyptostrobus pensilis; 11 — Athrotaxis cupressoides. Поры на поле перекреста. Увел. 360.

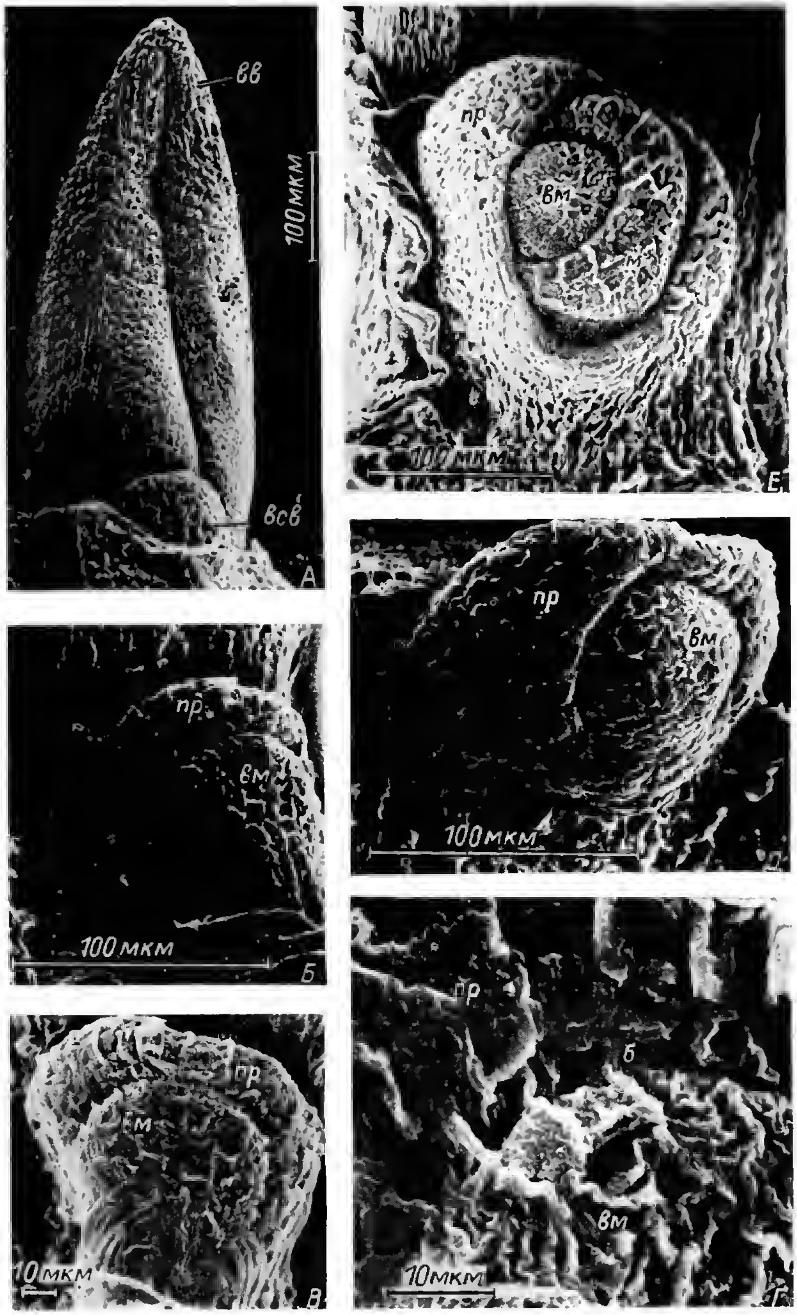


Рис. 4. Развитие «боковой почки» у *Triticum aestivum* по данным сканирующей электронной микроскопии

А — общий вид развивающегося метамера. Появление бороздки на воспроизводящей ветви метамера: *Б* — вид сбоку, *В* — со стороны кроющего листа; *Г* — деталь к микрографии *Б*, стенки клеток в бороздке вогнуты; *Д* — воспроизводящая ветвь метамера с новой верхушечной меристемой, ориентированной плагиотропно; *Е* — «боковая почка»: верхушечная меристема ориентирована ортотропно.

вв — вегетативная ветвь; *всв* — воспроизводящая ветвь метамера; *пр* — зачаток «предлиста»; *вм* — верхушечная меристема будущего «бокового побега»; *м* — зачаток 1-го метамера «боковой почки»; *б* — бороздка, расчленяющая воспроизводящую ветвь метамера на примордий предлиста и верхушечную меристему нового побега.

К ст. В. В. Федотова, с. 987

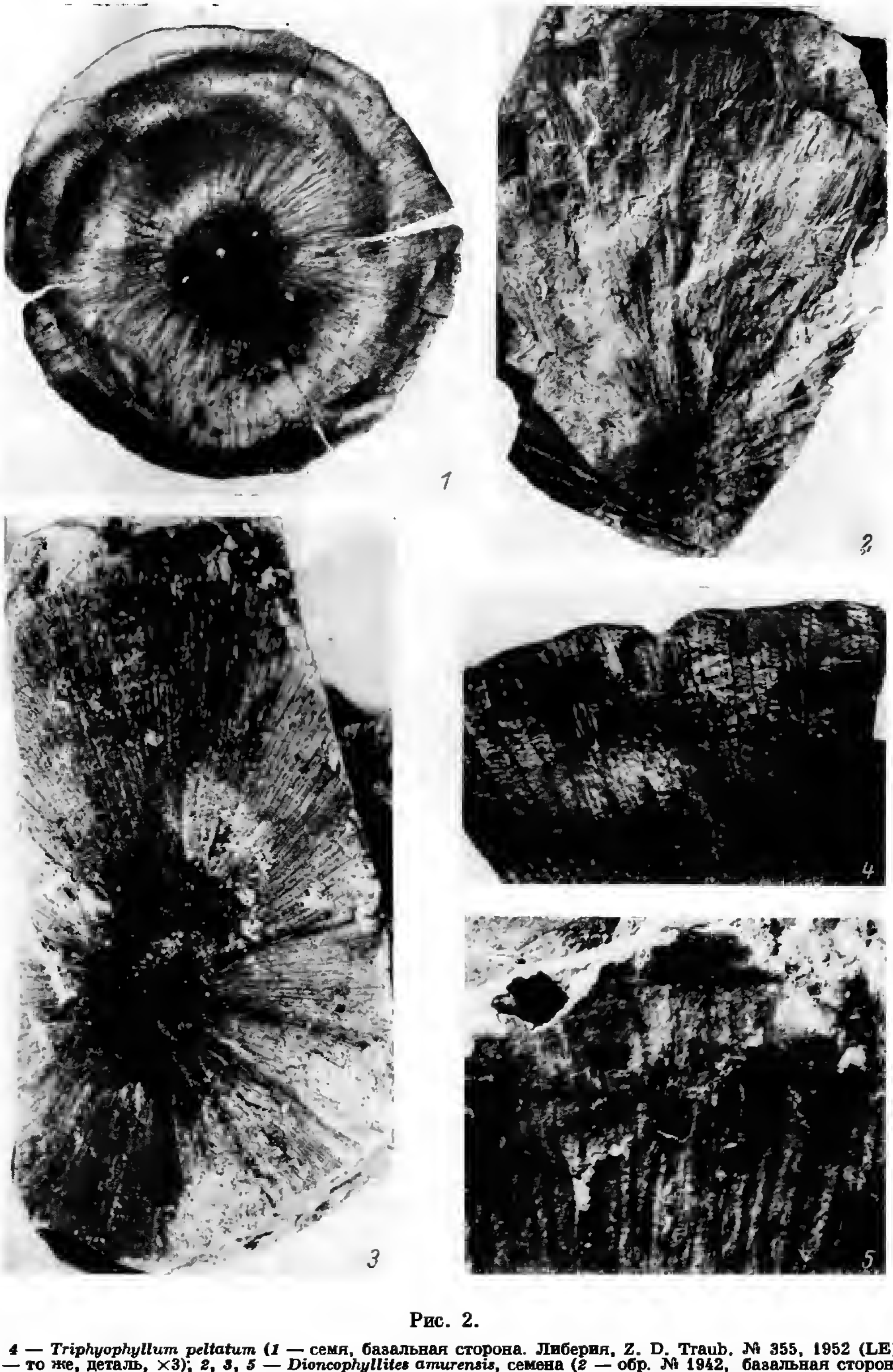


Рис. 2.

1, *4* — *Triphyophyllum peltatum* (*1* — семя, базальная сторона. Либерия, Z. D. Traub. № 355, 1952 (LE); *4* — то же, деталь, ×3); *2*, *3*, *5* — *Dioncophyllites amurensis*, семена (*2* — обр. № 1942, базальная сторона местонахождение 49б; *3* — обр. № 1820, голотип, апикальная сторона, местонахождение 45; *5* — то же, деталь крыла, в верхней части изображения сохранился фрагмент окаймления, ×3.7).

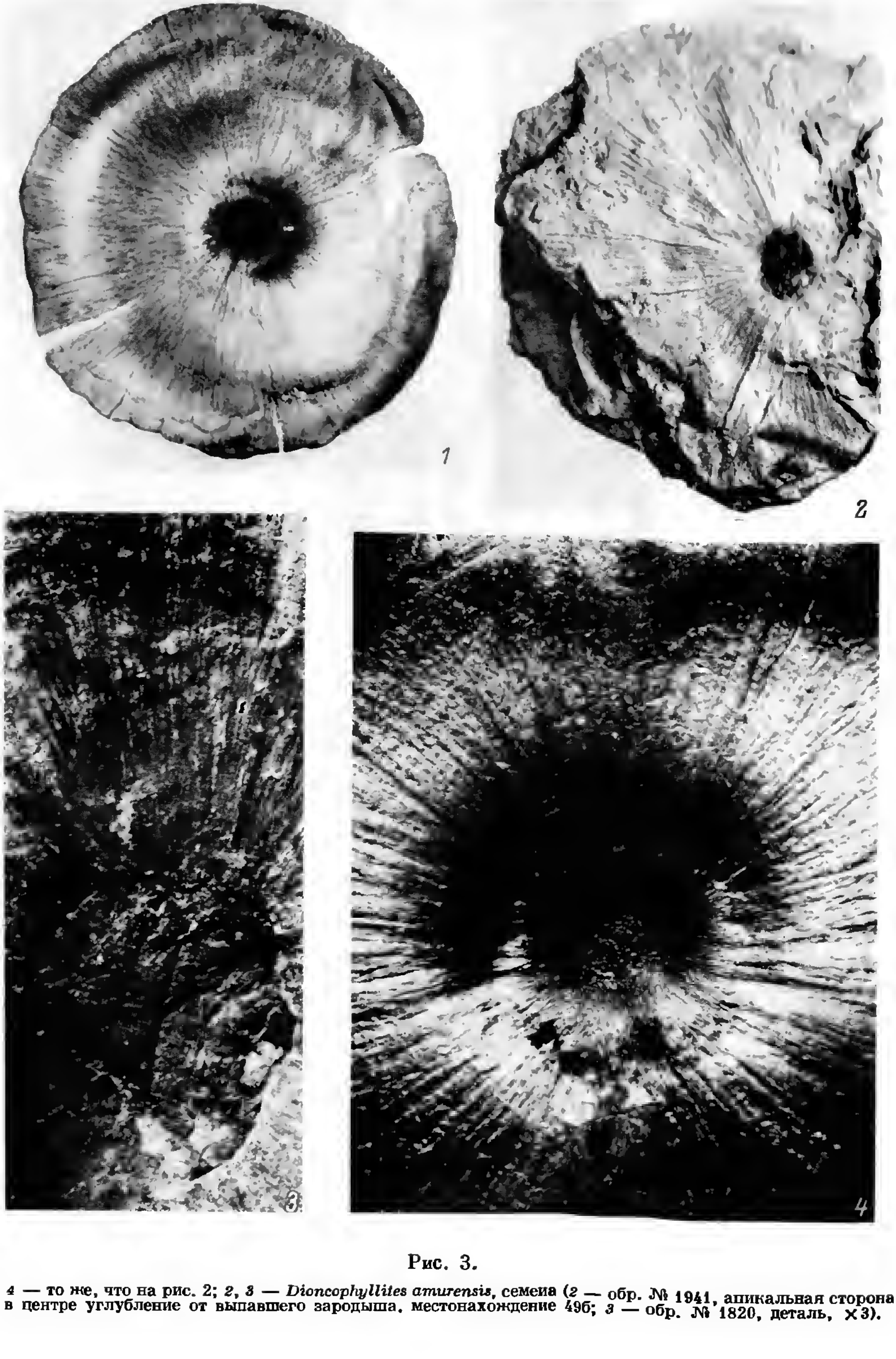
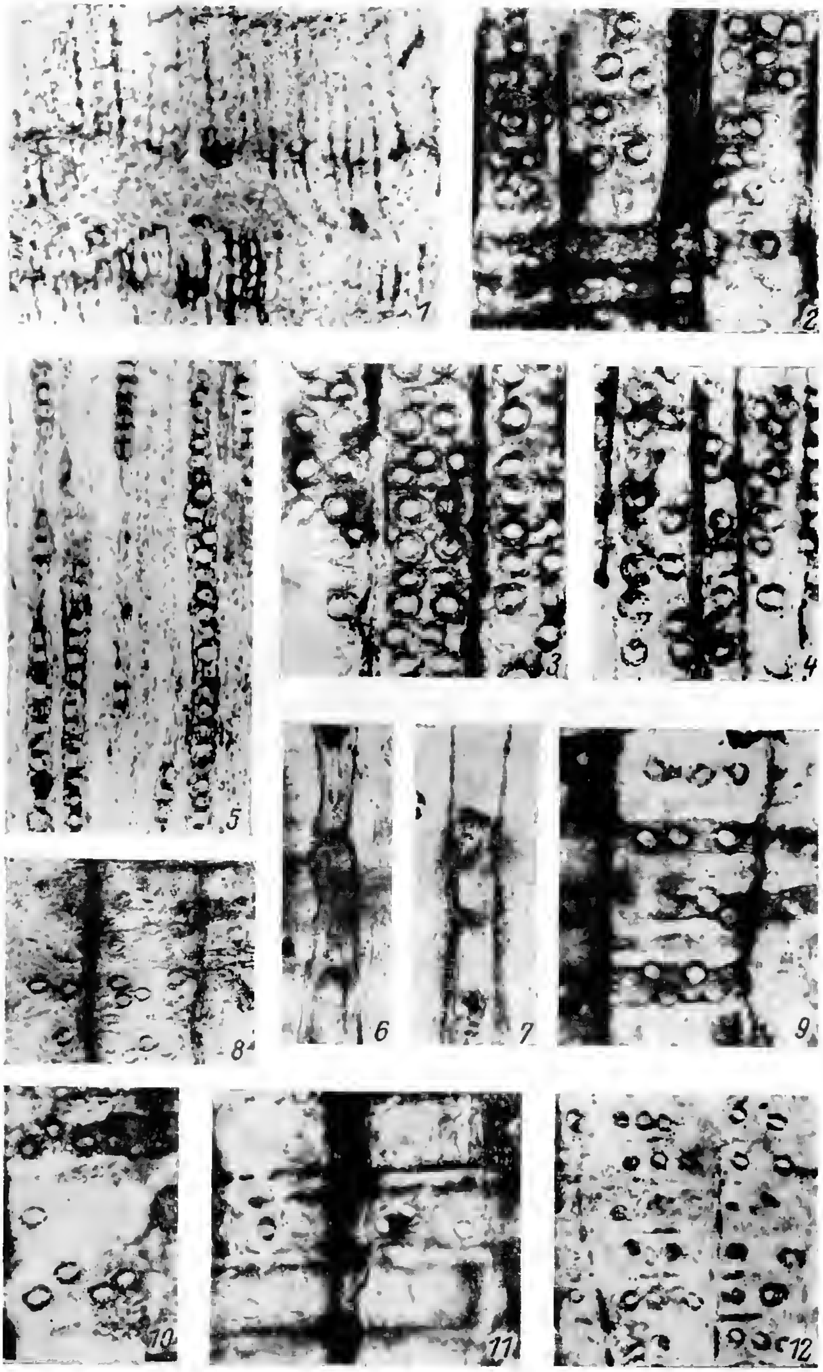


Рис. 3.

1, 4 — то же, что на рис. 2; *2, 3* — *Dioncophyllites amurensis*, семена (*2* — обр. № 1941, апикальная сторона, в центре углубление от выпавшего зародыша, местонахождение 49б; *3* — обр. № 1820, деталь, ×3).

К ст. Н. И. Блохиной, с. 988



Metasequoia klerkiana Колл. № 3, экз. №№ 1/1, 1/2, 1/3; Приморский край, п-ов Клерка; эоцен-олигоцен.

1 — поперечный срез: экз. № 1/1, ×45; *2—4* — радиальный срез: поровость стенок трахеид, экз. № 1/3, ×270; *5* — тангентальный срез: сердцевинные лучи, экз. № 1/2, ×90; *6* — тангентальный срез: древесинная паренхима, экз. № 1/2, ×270; *7* — то же, ×405; *8* — радиальный срез: поровость полей перекреста, экз. № 1/3, ×270; *9—11* — то же, ×405; *12* — то же, ×270.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков. Критический анализ родов *Hyalolaeana* и *Hymenolyma* и близких к ним таксонов *Umbelliferae—Apioideae* 873

Д. Б. Архангельский. Морфологические типы пыльцевых зерен современных цветковых растений 890

Д. В. Громыко. Сравнительно-анатомическое исследование древесины семейства *Taxodiaceae* 898

Т. В. Седова. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. IV. Некоторые особенности митоза у *Actinastrum* 907

Н. Г. Рытова. Способ заложения боковой почки у злаков (*Poaceae*) и природа предлиста и его междоузлия (двуосный метамер как структурная единица тела растения у злаков) 913

Я. П. Дидух. Проблемы активности видов растений 925

СООБЩЕНИЯ 936

Т. Л. Андриенко, С. Ю. Попович, Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Висячие болота Украинских Карпат. (936). — **Л. В. Аверьянов, Е. Л. Аверьянова, А. Н. Лавренко.** Кариосистематическая характеристика орхидей (*Orchidaceae*) Печоро-Илычского заповедника. (945). — **В. Н. Храмцов.** Продуктивность ***Bromopsis variegata*** (***Poaceae***) в фитоценозах Тебердинского заповедника. (951). — **Л. Е. Беляева, Н. С. Фурса.** Эмбриология *Alliaria officinalis* (***Brassicaceae***). I. Формирование мужских и женских структур цветка и изучение состава их флавоноидов. (959). — **Е. В. Дмитриева.** Динамика прироста сосны в лесостепи Русской равнины. (969). — **Т. Г. Дервиз-Соколова.** Жизненные формы ив Северо-Востока СССР. (975). — **Л. К. Иванюкович, Ю. А. Доронина.** Обзор видов серии *Caffra* секции *Sorghum* рода *Sorghum* (*Poaceae*). (982). — **В. В. Федотов.** Род *Dioncophyllites* в эоценовой флоре Райчихи Амурской области. (985). — **Н. И. Блохина.** Дополнительные данные о палеогеновом виде *Metasequoia klerkiana* (*Taxodiaceae*). (988). — **Г. Ф. Загоренко, Г. И. Кобанова.** О представителе рода *Koliella* (*Ulothrichaceae*) из озера Байкал. (990). — **И. В. Благовещенский, Н. В. Благовещенская.** Некоторые данные о распространении сфагновых мхов Ульяновского Предволжья. (993)

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 997

В. П. Бочанцев, Дж. Курбанов. *Cephalorrhynchus brassicifolius* (*Asteraceae*) — новый вид для флоры СССР. (997). — **Г. И. Степвин.** Находки *Typha shuttleworthii* (*Typhaceae*) на Западном Кавказе. (998). — **В. В. Якубов.** Находка *Asplenium viride* (*Aspleniaceae*) в Камчатской области. (999).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1001

М. А. Заславский. Лиофильная сушка растений. (1001).

ПОТЕРИ НАУКИ 1006

Е. Г. Бобров. Памяти Антонины Ивановны Поярковой (20 II 1897—10 X 1980). (1006).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1011

А. Д. Булохов. *П. З. Босек.* О распространении степных растений на территории Брянской области. 1980. (1011).

ХРОНИКА 1016

Н. А. Базилевская. Заседание, посвященное памяти П. М. Жуковского (1888—1975). (1016). — **Н. С. Водопьянова, В. П. Седельников.** Изучение флоры и растительности Сибири в X пятилетке (Третья научная сессия, Новосибирск, 27—29 IV 1981). (1018).